Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel
Vorsteher: Prof. Dr. A. Portmann

# Vergleichende Untersuchungen über die Brustmuskulatur von Huhn, Wachtel und Star

## Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

**Ernst Bösiger**

aus Basel

Basel 1950

Verlag von S. Karger in Basel

Genehmigt von der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. A. Portmann und Dr. Ed. Handschin.

Basel, den 26. Januar 1949.

Prof. Dr. M. Geiger-Huber, Dekan.

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Sonderdruck aus „Acta Anatomica", Vol. X, Fasc. 4 (1950)

Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel
Vorsteher: Prof. Dr. A. Portmann

# VERGLEICHENDE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE BRUSTMUSKULATUR VON HUHN, WACHTEL UND STAR

von ERNST BÖSIGER

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

I. Einleitung . . . . . 385
II. Material und Methoden . . . . . 387
III. Morphologie der Brustmuskulatur
1. Einleitung . . . . . 388
2. Form . . . . . 389
3. Farbe . . . . . 389
4. Trockengewichtsbestimmungen . . . . . 390
5. Wachstum und Größe . . . . . 390
IV. Histologie der Brustmuskulatur
1. Einleitung . . . . . 396
2. Fasertypus . . . . . 396
3. Kerne . . . . . 404
4. Blutversorgung . . . . . 406
5. Faserform . . . . . 409
6. Faserkaliber . . . . . 411
V. Experimentelle Beinflussung des Faserkalibers . . . . . 422
VI. Primäre und sekundäre Merkmale der Ontogenese und der Adultzustände der Brustmuskulatur. . . . . 424
VII. Zusammenfassung . . . . . 428
VIII. Literatur . . . . . 429

## *I. Einleitung.*

Die vorliegende Arbeit fügt sich in eine Reihe von Ontogenesestudien an Vögeln ein, die an der Zoologischen Anstalt in Basel seit vielen Jahren durchgeführt werden. Sie gehen aus von den auffälligen Gegensätzen, welche die Gruppen der Hühner- und der Sperlingsvögel charakterisieren und sie zu einem günstigen Material für vergleichende Untersuchungen machen. Aufgabe meiner Unter-

suchung war es, die Ontogenese der Brustmuskulatur bei Vertretern der beiden Gruppen genauer zu studieren.

Es zeigte sich, daß das Gesamtwachstum der Flugmuskulatur, die Ausbildung der adulttypischen Faserkaliber und diejenige der Kapillaren bei Huhn und Star entsprechend den für diese beiden Arten von *Portmann* und *Sutter* an andern Organsystemen, vor allem am Gehirn abgeleiteten Ontogenesetypen erfolgt. Beim Hühnchen verlaufen die Wachstumsprozesse gleichmäßig und langsam, ohne scharf von der Juvenilphase gesonderte Präjuvenilphase. Beim Staren wird die Flugmuskulatur schon in der Präjuvenilzeit in rascher Entwicklung fertiggestellt. Bei der rangniedrigen Wachtel dagegen, deren Flugfähigkeit im Gegensatz zum Hühnchen hoch entwickelt ist, wird bei der Ausbildung der Flugmuskulatur der Ontogenesetypus der Hühnervögel teilweise verlassen zugunsten einer funktional bedingten raschen, sekundären Entwicklung.

Um die Zusammenhänge der Muskelentwicklung mit den allgemein für die drei Arten geltenden Ontogenesetypen sicherer herausarbeiten zu können, war es notwendig, eine größere Zahl von Fragen anzuschneiden: Gesamtwachstum, Trockengewicht, Faserform, Fasertypus, Kerne, Blutversorgung und Faserkaliber.

Neben der Ontogenese wurde der Adultzustand der Brustmuskulatur vergleichend histologisch untersucht. Die Literatur über die Histologie der Muskulatur ist sehr umfangreich. Aus der Klasse der Vögel ist aber bisher vor allem das Haushuhn bearbeitet worden. Es war deshalb wünschenswert, zu zeigen, wie stark die Verhältnisse bei der Wachtel und vor allem beim Staren von den beim Huhn vorgefundenen abweichen, die oft als vogeltypisch schlechthin bezeichnet wurden.

In der Frage der roten und weißen Fasern gehen auch heute noch die Meinungen weit auseinander. Unser Beitrag berücksichtigt besonders die bisher wenig untersuchte Ausbildung der beiden Fasertypen im ontogenetischen Ablauf.

Die vorliegenden Untersuchungen sind unter der umsichtigen Leitung von Herrn Prof. Dr. *A. Portmann* ausgeführt worden. Es ist mir eine große Freude, meinem verehrten Lehrer für seine wertvollen Anregungen und seine stete Anteilnahme den herzlichsten Dank auszusprechen. Gerne benütze ich die Gelegenheit, um den Herren Dr. *E. Sutter* und Dr. *A. Schifferli* für die wertvolle Hilfe bei der Beschaffung von Material bestens zu danken.

In Text und Tabellen verwendete Abkürzungen: e. = embryonal; po. = postembryonal (*Sutter* 1943); M.p.th. = Musculus pectoralis thoracicus.

## *II. Material und Methoden.*

### *Material.*

Für die morphologischen, histologischen, biometrischen und experimentellen Untersuchungen stand folgendes Material zur Verfügung:

1. *Haushuhn* (Gallus gallus domesticus L.): Einige Embryonen und 32 Stadien verschiedenen Alters, vom Schlüpftag bis zu adulten Tieren. Es handelt sich fast ausschließlich um Vertreter der weißen Leghornrasse.

2. *Wachtel* (Coturnix c. coturnix L.). Es wurden 24 Exemplare ausgewertet: 21 Tiere im Alter von 1–15 Tagen, 1 Exemplar vom 100. Tg. pe. und 2 adulte Tiere. Dieses besonders wertvolle Material verdanke ich z. T. dem Zoologischen Garten, z. T. der Schweizerischen Vogelwarte Sempach.

3. *Star* (Sturnus v. vulgaris L.). Da das Hauptgewicht auf die Entwicklung des Staren gelegt wurde, mußte ein reichlicheres Material beschafft werden. Es wurden einige Eier eingesammelt, die im Brutschrank bis zum gewünschten Zeitpunkt ausgebrütet wurden. Die 171 präjuvenilen und 38 juvenilen Staren sind teilweise in der Zoologischen Anstalt bis zum erforderlichen Alter aufgezogen worden. 11 adulte Staren wurden im Freien gefangen.

### *Methoden.*

*Hauck* und eine Reihe anderer Autoren haben gezeigt, daß die Fixierung bei der Muskulatur z. T. ganz beträchtliche Schrumpfungen hervorruft. Relativ gute Ergebnisse werden mit dem Gemisch von *Duboscq* erzielt. Der unterschiedliche Wassergehalt der Muskulatur verschiedener Arten oder verschiedener Altersstadien und die daraus resultierende ungleiche Schrumpfung verunmöglicht es, die Relationen der Kaliber der frischen Muskelfasern quantitativ genau zu erfassen. Die arttypischen und alterstypischen Unterschiede treten aber doch qualitativ deutlich hervor.

Kleinere Embryonen wurden total fixiert. Bei größeren Embryonen, Nestlingen, Jungvögeln und adulten Tieren wurde das Brustbein zusammen mit der ganzen Brustmuskulatur herausseziert und fixiert. Das hat den Nachteil, daß nicht die ganze Muskulatur gut durchfixiert ist. Dafür werden die störenden starken Kontraktionserscheinungen vermieden.

Die in Paraffin eingebetteten Muskelstücke wurden längs und quer geschnitten. Meistens beträgt die Schnittdicke 5 $\mu$, in günstigen Fällen 2 $\mu$. Zur Färbung ist fast durchwegs *Heidenhains* Eisenhämatoxylin, manchmal mit Lichtgrün-Nachfärbung verwendet worden. Einzelne Schnittserien sind zur Kontrolle der Befunde mit verschiedenen andern Farbgemischen z. B. Azan, *Prenant*, Pikroindigokarmin behandelt worden.

Für das Studium der ganzen Fasern wurden Zupfpräparate von frischem und fixiertem Material hergestellt. Außerdem wurden Muskelstückchen in verdünnter Salzsäure mazeriert (*Aeby*).

### *Faserkaliberbestimmung.*

Mit Hilfe eines Projektionsspiegels wurden auf einem Projektionstischchen von bestimmter Höhe bei genau 1000facher Vergrößerung jeweils alle Faser-

querschnitte in einem Gesichtsfeld nachgezeichnet. Auf diesen Zeichnungen konnten die absoluten Werte ohne zeitraubende Umrechnung bestimmt werden. Außerdem war es leicht zu vermeiden, daß eine Faser doppelt oder gar nicht statistisch ausgewertet wurde.

Bei jungen Stadien mit kreisrunden Faserquerschnitten wurde der Faserdurchmesser gemessen. Bei älteren Stadien ist der Querschnitt polygonal. Da mußte die Querschnittsfläche bestimmt werden. Teilweise geschah dies mit Hilfe eines Planimeters. Wesentlich rascher kann die Querschnittsfläche annäherungsweise berechnet werden, wenn das Polygon approximativ mit Hilfe von ein oder zwei rasch gezogener Hilfslinien in ein Rechteck verwandelt wird. Fehlerberechnungen zeigten, daß die durchschnittliche Abweichung der mit den beiden Methoden errechneten Durchmesser $\pm$ 2 % beträgt. Die ungenauere, aber weniger zeitraubende approximative Flächenbestimmung gibt also für unsern Vergleich gut brauchbare Resultate.

### *Trockengewichtsbestimmungen.*

Die für die Ermittlung des Gehalts an Trockenmaterie bestimmten Muskeln wurden rasch herausseziert und in besondern Wäggläschen gewogen. Hierauf wurden sie auf Deckgläschen gebracht, drei Tage lang im Trockenofen bei 110° C. getrocknet und wieder gewogen.

Die im experimentellen Teil verwendeten Methoden, sowie einige ganz spezielle Hinweise sind in den betreffenden Abschnitten zu finden.

## *III. Morphologie der Brustmuskulatur.*

### *1. Einleitung.*

In unseren Untersuchungen ist von der ganzen Brustmuskulatur der funktionell und seiner Masse nach bedeutendste M. pectoralis thoracicus besonders berücksichtigt worden. In der älteren Literatur wird er mit den Synonymen Großer Brustmuskel, M. pectoralis I, M. pectoralis major oder M. pectoralis magnus benannt. Im folgenden wird er abgekürzt als M. p. th. bezeichnet werden.

Ein Vergleich des M. pectoralis thoracicus, des eigentlichen Flugmuskels bei Huhn, Wachtel und Star ist von besonderem Interesse. Huhn und Wachtel sind nahe verwandt; sie repräsentieren beide – verglichen mit dem hochentwickelten Staren – eine relativ niedrige Rangstufe. Funktionell dagegen stehen sich in bezug auf die Flugmuskulatur Star und Wachtel viel näher, als die Wachtel dem wenig und schlecht fliegenden Haushuhn. Es war interessant, die Frage des Zusammenhangs der Farbe, Struktur, Größe und Wachstumsgeschwindigkeit mit der Differenzierungshöhe des Tieres einerseits – und mit der Funktion seiner Brustmuskulatur anderseits zu stellen.

*2. Form.*

Der M. p. th. des Staren und derjenige der Wachtel sind kompakter und relativ (bezogen auf die Länge) wesentlich dicker, als derjenige des Haushuhns. Beim adulten Huhn beträgt die größte Dicke des Muskels in Prozenten seiner Gesamtlänge durchschnittlich 10,9%, bei der Wachtel dagegen 18,9 % und beim Staren sogar 22,3 %. Bei den beiden guten Fliegern, Wachtel und Star, ist die Brustmuskulatur durchwegs massig gebaut, während sie beim Huhn lateral und caudal sich stark verjüngt und nur als dünne Schicht das Sternum bedeckt. Die größte Dicke des Muskels beträgt bei adulten Tieren beim Huhn 16 mm, Wachtel 11,7 mm, Star 13 mm. Bei den beiden rangniedrigen Hühnervögeln ist unabhängig vom Flugvermögen der M. p. th. gleichermaßen gefiedert, beim Staren dagegen ungefiedert.

*3. Farbe.*

Das Problem der roten und weißen Muskulatur ist schon oft bearbeitet worden. Es handelt sich um eine komplexe Frage mit mannigfachen Aspekten. Manche der Verallgemeinerungen, die man in der Literatur findet, müssen angesichts der großen Verschiedenheiten, die sich von Art zu Art, ja sogar von Muskel zu Muskel zeigen, als verfrüht zurückgewiesen werden.

*Huhn:* Das Haushuhn besitzt bekanntlich eine ausgesprochen „weiße" Brustmuskulatur. Der M. p. th. ist wachsgelb, während die Unterschenkelmuskulatur eine leichte Rosatönung aufweist. In den ersten Tagen nach dem Schlüpfen ist die Brustmuskulatur infolge der geringen Blutversorgung noch heller als beim erwachsenen Tier.

*Wachtel:* Der M. p. th. der Wachtel ist ausgesprochen rot, was bei diesem Zugvogel der Beanspruchung entspricht. Die Farbe des Flugmuskels ist also – wie das auch Rebhuhn, Birkhuhn und andere gutfliegende Hühnervögel zeigen – keineswegs gruppentypisch festgelegt, sondern ausschließlich funktional bedingt.

*Star:* Die Brustmuskulatur des adulten Staren ist tiefrot – noch etwas dunkler als diejenige der Wachtel. In den ersten Tagen der Präjuvenilzeit dagegen ist sie hellgelb, vergleichbar derjenigen des Huhns. Bis zum 3. Tg. pe. tritt beim Anschneiden des Muskels kaum Blut aus, da erst wenig Kapillaren ausgebildet sind. Gegen den 6. Tg. pe. wird der M. p. th. dunkelgelb, am 7. Tg. pe. beginnt er sich rötlich zu färben. Am 9. Tg. pe. ist er deutlich hellrot und blutet ziemlich stark beim Anschneiden. Etwa am 20. Tg. pe , am Anfang der Juvenilzeit, wenn die Jungen das Nest verlassen, ist die Brustmuskulatur

dunkelrot gefärbt. Die Intensität der Rotfärbung nimmt in den folgenden Wochen noch etwas zu.

Abgemagerte, oder durch Immobilisation der Flügel am normalen Gebrauch des M. p. th. verhinderte Staren zeigten immer eine hellere Muskulatur (blaßrot oder ein helleres bräunlichrot).

*4. Trockengewichtsbestimmungen.*

An einer Reihe von verschieden alten Stadien wurde bei Huhn und Star der prozentuale Anteil von Trockenmaterie am Frischgewicht bestimmt. Die ermittelten Werte sind in Tab. 1 in komprimierter Form zusammengestellt.

Die von *Pohlmann* beim Hühnchen vor dem Schlüpfen festgestellte starke Infiltration des M. complexus mit Flüssigkeit zeigt sich bei Huhn und Star auch am M. p. th. und an der Unterschenkelmuskulatur. Somit wird seine Vermutung bestärkt, daß die Muskulatur generell als Reservoir für Lymphflüssigkeit diene, die in den ersten Tagen nach dem Schlüpfen für die Aufbauprozesse gebraucht werde.

*Tabelle 1.*

Trockengewichtsbestimmungen
am M. p. th. und Unterschenkelmuskulatur von Huhn und Star.
(Trockenmaterie in % des Frischgewichtes)

| Alter | Star | | | Huhn | |
|---|---|---|---|---|---|
| | Anzahl | M. p. th. | Unt. sch. | Anzahl | M. p. th. |
| Schlüpftag | 1 | 11,1 | 18,1 | 1 | 12,3 |
| 2.— 3. Tg. pe. | 2 | 11,5 | 11,0 | 2 | 14,4 |
| 5.— 8. Tg. pe. | 11 | 16,6 | 17,0 | 4 | 17,4 |
| 9.—12. Tg. pe. | 10 | 19,4 | 20,3 | | |
| 13.—16. Tg. pe. | 6 | 19,8 | 20,8 | 1 | 20,6 |
| 18.—21. Tg. pe. | 3 | 22,8 | 21,9 | 1 | 22,7 |
| 25.—40. Tg. pe. | 4 | 25,1 | 23,7 | 2 | 22,4 |
| 51.—100. Tg. pe. | 6 | 25,7 | 24,2 | | |
| adult | 6 | 27,3 | 24,3 | 1 | 26,4 |

*5. Wachstum und Größe.*

Es war wünschenswert, das Wachstum des ganzen M. p. th. zahlenmäßig zu erfassen zum intraspezifischen Vergleich mit den Untersuchungen über das Faserkaliberwachstum und zum interspezifischen Vergleich des Wachstumsrhythmus des Muskels. Zu diesem Zweck wurde die Gesamtlänge (a) des M. p. th., vom Acrocoracoid

bis zum caudalen Rand des Sternums gemessen. Beim Staren ist auch die Breite (b) beider M. p. th., caudal der Furcula-Einbuchtung in der Mitte der Meßstrecke a und die größte Dicke (c) des M. p. th. bestimmt worden.

*Huhn.* In Tabelle 2 sind die am Haushuhn ermittelten Werte des Längenwachstums zusammengestellt. Der M. p. th., zusammen mit der übrigen Brustmuskulatur und dem Sternum, wächst langsam und gleichmäßig. Am 68. Tg. pe. ist erst etwas mehr als die Hälfte der Adultlänge erreicht. *Der Ontogenesetypus des Hühnchens zeigt sich auch in der Ausbildung seiner Brustmuskulatur, die keine besondere Präjuvenilphase erkennen läßt.* Auffällig ist der Einfluß, den der Ernährungszustand der Tiere auf die Größe der Brustmuskulatur hat. Bei abgemagerten, schwächlichen Individuen ist der Brustapparat immer wesentlich kleiner, als bei normal ausgebildeten des gleichen Alters.

*Tabelle 2.*

Größte Länge und Dicke des M. p. th. von Gallus (Maße in mm).

| Alter | Anzahl | Länge (a) | Dicke (c) | Bemerkungen |
|---|---|---|---|---|
| 17. Tg. e. | 1 | 14,0 | | |
| 19. Tg. e. | 1 | 21,7 | | |
| 20. Tg. e. | 1 | 24,5 | | |
| Schl. tag | 3 | 24,9 | 5,3 | |
| 1. Tg. pe. | 2 | 26,4 | 6,0 | |
| 3. Tg. pe. | 2 | 26,1 | 4,0 | beide abgemagert |
| 5. Tg. pe. | 2 | 30,0 | 4,0 | |
| 7. Tg. pe. | 1 | 28,0 | | |
| 8. Tg. pe. | 1 | 33,8 | | |
| 10. Tg. pe. | 1 | 31,0 | | schwächlich, krank |
| 15. Tg. pe. | 1 | 43,7 | | schwächliches Exemplar |
| 17. Tg. pe. | 1 | 46,5 | 4,5 | krank |
| 20. Tg. pe. | 1 | 57,6 | 8,0 | |
| 21. Tg. pe. | 1 | 46,5 | 4,0 | krank, abgemagert |
| 30. Tg. pe. | 1 | 52,4 | 4,0 | stark abgemagert |
| 31. Tg. pe. | 1 | 75,7 | 10,5 | |
| 33. Tg. pe. | 1 | 71,3 | 7,0 | etwas mager |
| 68. Tg. pe. | 2 | 103,8 | 12,0 | beide abgemagert |
| 1 Jahr | 1 | 180,8 | 20,5 | |
| 3 Jahre | 1 | 148,5 | | kleines Exemplar |

*Wachtel.* Tabelle 3 hält mit einigen Zahlen das Längswachstum der Brustmuskulatur bei der Wachtel fest. Der M. p. th. wächst in

den ersten zwei Wochen wesentlich rascher als später. Am 15. Tg. pe. ist die Hälfte der Adultlänge überschritten. Leider fehlen die Stadien zwischen dem 15. und dem 100. Tg. pe. Die vorhandenen Zahlen genügen aber, um festzustellen, daß *die Brustmuskulatur von Coturnix zwar nicht so gleichmäßig und langsam wächst wie bei Gallus, aber auch nicht in einer deutlich abgesonderten Präjuvenilphase schon fertiggestellt wird, wie bei Sturnus.* Der Unterschied im Rhythmus des Längswachstums des M. p. th. hängt zusammen mit dessen verschiedener funktionaler Beanspruchung bei den beiden Hühnervögeln.

*Tabelle 3.*

Größte Länge des M. p. th. von Coturnix (Maße in mm).

| Alter | Anzahl | Länge | | Bemerkungen |
|---|---|---|---|---|
| | | links | rechts[1]) | |
| Schlüpftag | 2 | 13,3 | 13,3 | |
| 2. Tg. pe. | 3 | 12,3 | 12,3 | |
| 3. Tg. pe. | 2 | 13,0 | 13,0 | |
| 4. Tg. pe. | 2 | 15,1 | 15,4 | |
| 5. Tg. pe. | 5 | 14,5 | 14,9 | |
| 6. Tg. pe. | 1 | 17,5 | 18,5 | |
| 7. Tg. pe. | 1 | 17,0 | 17,0 | |
| 8. Tg. pe. | 1 | 20,0 | 20,0 | |
| 10. Tg. pe. | 1 | 26,0 | 24,5 | |
| 13. Tg. pe. | 2 | 26,0 | 26,5 | |
| 15. Tg. pe. | 1 | 34,0 | 34,0 | |
| 100. Tg. pe. | 1 | 63,0 | 63,0 | [2]) |
| adult | 2 | 60,5 | 62,5 | [3]) |
| adult | 1 | 61,8 | 55,3 | [3]) |

*Star.* In Tabelle 4 sind die am Staren ermittelten Werte für das Wachstum des M. p. th. zusammengestellt. Es stand hierfür ein wesentlich größeres Material zur Verfügung, als von Huhn und Wachtel.

Der M. p. th. wächst in den letzten Embryonaltagen und während der ersten 18 Postembryonaltage sehr rasch. Bei älteren Embryonen und bei ein- und zweitägigen Staren übertrifft die Länge die Breite nur um Weniges. Sternum und Brustmuskulatur haben noch

[1]) Da die beiden Seiten nicht immer symmetrisch entwickelt sind, werden sie gesondert gemessen.

[2]) Sehr gut entwickeltes, großes Individuum.

[3]) Alle 3 Individuen mager.

eine nahezu quadratische Form. Vom dritten Tag an beginnen Brustmuskulatur und Sternum besonders intensiv in der Längsrichtung zu wachsen. Beim ausgewachsenen Staren sind Brustmuskulatur und Sternum nahezu zweimal so lang wie breit. Die Muskelfasern wachsen von der Ursprungsstelle aus nach der Medianlinie des Sternums und caudalwärts. Am 7. Tg. e. treffen sich die Fasern des linken und des rechten M. p. th. noch nicht an der Crista sterni. Das Sternum selber weist auf diesem Stadium an der caudalen Kante eine tiefe Einbuchtung auf, die am 13. Tg. e. verschwunden und mit Muskulatur bedeckt ist, so daß die beiden M. p. th. von beiden Seiten her nun die Crista sterni erreichen.

Am 18. Tg. pe. ist mit einer Gesamtlänge von 49,4 mm, resp. 47,4 mm für drei Exemplare vom 19. Tg. pe., was für die vier Individuen einen Durchschnitt von 47,9 mm ergibt, die Adultnorm von 52,2 mm zu 92 % erreicht.

Die Flugmuskulatur wird also in kurzer Frist nahezu fertiggestellt auf den Zeitpunkt, an dem die jungen Staren das Nest verlassen. 92 % des Längswachstums entfallen auf die Präjuvenilphase. Das weitere Wachstum geht in den folgenden 20 Tagen wesentlich langsamer vor sich. Ungefähr am 40. Tg. pe. ist die Adultlänge erreicht. *Das Längswachstum des M. p. th. erfolgt beim Staren rasch und ungleichmäßig nach dem Ontogenesetypus mit klar von der Juvenilphase gesonderter Präjuvenilphase.*

In Tabelle 4 fallen die großen Schwankungen auf, die über die normale individuelle Variationsbreite hinausgehen und einen besonderen Grund haben.

*Fürbringer* hat eindrücklich darauf hingewiesen, daß in jedem Muskel ein steter Wechsel von Wachstum und Verkleinerung stattfinde, ein Werden und Vergehen seiner Fasern. Außerdem ist allgemein bekannt, daß Muskeln durch häufigen Gebrauch hypertrophieren. Die Tabelle 4 läßt das entgegengesetzte Phänomen erkennen. Die Staren, deren Flügel zu Versuchszwecken immobilisiert waren, zeigen Atrophieerscheinungen.

Viel stärker noch, als die Immobilisierung, wirkt sich Unterernährung auf das Muskelvolumen aus. *Daß in erster Linie die Ernährung und nur in geringem Ausmaß die Immobilisierung der Flügel das Breitenwachstum stark hemmt, darf daraus geschlossen werden, daß Individuen mit immobilisierten Flügeln, die gut ernährt waren, eine entsprechend stark ausgebildete Brustmuskulatur aufweisen und in der Längen- und Breitenausdehnung nahezu den Normalmaßen entsprechen.*

*Tabelle 4.*

Größte Länge, Breite und Dicke des M. p. th. des Staren (Maße in mm).

| Alter | Nummer | a | b | Nr. für c | c |
|---|---|---|---|---|---|
| 7. Tg. e | | 3,8 | 4,3 | | |
| 12. Tg. e. | 184 | 9,0 | 6,3 | | |
| 13. Tg. e. | 173 | 11,3 | 8,8 | | |
| 1. Tg. pe. | 115, 114, 141 | 10,9 | 9,4 | | |
| 2. Tg. pe. | 44, 45 | 11,7 | 10,6 | | |
| 3. Tg. pe. | 190, 193 | 13,6 | 10,2 | | |
| 4. Tg. pe. | 197 | 18,7 | 11,7 | | |
| 5. Tg. pe. | 194, 195, 299 | 19,6 | 14,0 | 196/299 | 3,8 |
| 6. Tg. pe. | 51, 52, 53 | 21,5 | 17,2 | 52 | 3,5 |
| 7. Tg. pe. | 58, 92, 256 | 25,5 | 20,9 | | |
| 8. Tg. pe. | 267 | 26,7 | 16,3 | 61/267 | 3,1 |
| 9. Tg. pe. | 199, 200, 202 | 31,8 | 20,4 | | |
| 10. Tg. pe. | 204, 205, 214, 217, 218, 268 | 34,3 | 22,9 | | |
| 11. Tg. pe. | 209, 211, 215 | 36,2 | 24,5 | 209/211 | 6,4 |
| 15. Tg. pe. | 220, 226, 234 | 46,6 | 32,4 | | |
| 17. Tg. pe. | 225, 229 | 48,1 | 32,7 | 221 | 7,3 |
| 18. Tg. pe. | 224 | 49,4 | 34,3 | | |
| 19. Tg. pe. | 230, 232, 233 | 47,4 | 33,1 | 230/233 | 8,5 |
| 20. Tg. pe. | 302 * | 37,8 | 20,3 | 302 | 3,5 |
| 20. Tg. pe. | 285 * | 46,7 | 29,6 | 285 | 8,5 |
| 21. Tg. pe. | 284 * | 46,0 | 28,5 | 284 | 7,5 |
| 24. Tg. pe. | 303 * | 39,0 | 22,7 | 303 | 6,1 |
| 25. Tg. pe. | 101, 297 | 49,3 | 28,9 | | |
| 26. Tg. pe. | 266 | 50,7 | 24,7 | 266 | 5,3 |
| 34. Tg. pe. | 287 * | 46,3 | 30,4 | 287 | 10,1 |
| 36. Tg. pe. | 272 * | 51,8 | 30,7 | 272 | 11,1 |
| 37. Tg. pe. | 282, 286 * | 49,1 | 25,4 | 282/286 | 6,6 |
| 40. Tg. pe. | 273, 274 | 53,2 | 35,2 | 273/274 | 10,8 |
| 42. Tg. pe. | 283 * | 48,4 | 25,0 | 283 | 6,8 |
| 46. Tg. pe. | 271 * | 52,2 | 24,7 | | |
| 48. Tg. pe. | 319–321 | 52,9 | 30,2 | 319–320/321 | 6,0/8,5 |
| 51. Tg. pe. | 275, 276 | 51,6 | 34,0 | 276 | 11,0 |
| 60. Tg. pe. | 277, 278 | 52,4 | 33,9 | 277/278 | 9,0/12,3 |
| 70. Tg. pe. | 279 | 51,6 | 27,3 | 279 | 5,9 |
| 100. Tg. pe. | 280 | 53,2 | 35,7 | | |
| ca. 120. Tg. pe. | 281 | 51,1 | 27,3 | | |
| adult | 257, 288, 289, 291 | 52,2 | 35,2 | 288 | 12,8 |
| adult | 165, 248, 319, 322 | 52,2 | 31,9 | 322 | 9,8 |

Die Individuen, deren Flügel immobilisiert waren, sind mit * bezeichnet.

a) ist die größte Länge, b) die größte Breite beider M. p. th., caudal der Furcula-Einbuchtung in der Mitte der größten Länge a) gemessen.

c) die größte Dicke des M. p. th.

An abgemagerten Staren, deren Flügel nicht immobilisiert waren, sieht man besonders deutlich den *enormen Einfluß des Ernährungszustandes der Tiere auf die Länge und insbesondere die Breite und Dicke der Brustmuskulatur.*

Es folgen einige Angaben über die Dicke der Flugmuskulatur beim Staren. Sie wurde seitlich, etwas unterhalb der Furcula, also an der dicksten Stelle des M. p. th. gemessen. Der Einfachheit halber wurde der M. supracoracoideus mitgemessen. Die Zahlen geben also nicht die Dicke des M. p. th. allein, lassen aber gleichwohl einen Vergleich der nur um weniges verschobenen Werte zu. Die Meßergebnisse sind in Tabelle 4 unter c zu finden. Sie demonstrieren nochmals das frühe Erreichen adulter Proportionen beim Staren. Ein Exemplar vom 20. Tg. pe. (No. 285, mit immobilisierten Flügeln) hat fast dieselbe Muskeldicke erreicht, wie das etwas abgemagerte adulte Individuum (No. 322).

Die Dickenmaße zeigen außerdem noch eindrücklicher als die Längen- und Breitenmaße den starken Einfluß der Ernährung und in geringem Maße auch der funktionellen Beanspruchung auf die Ausbildung der Flugmuskulatur.

*Vergleich.* Das Längen- und Breitenwachstum verläuft bei Huhn, Wachtel und Star sehr verschieden. Wie Figur 1 zeigt, wird die Brustmuskulatur beim Huhn in stetigem, erst spät vollendetem Wachstum, entsprechend dem Typus ohne Präjuvenilphase, aufgebaut. Bei der Wachtel verläuft das Wachstum in den ersten Wochen

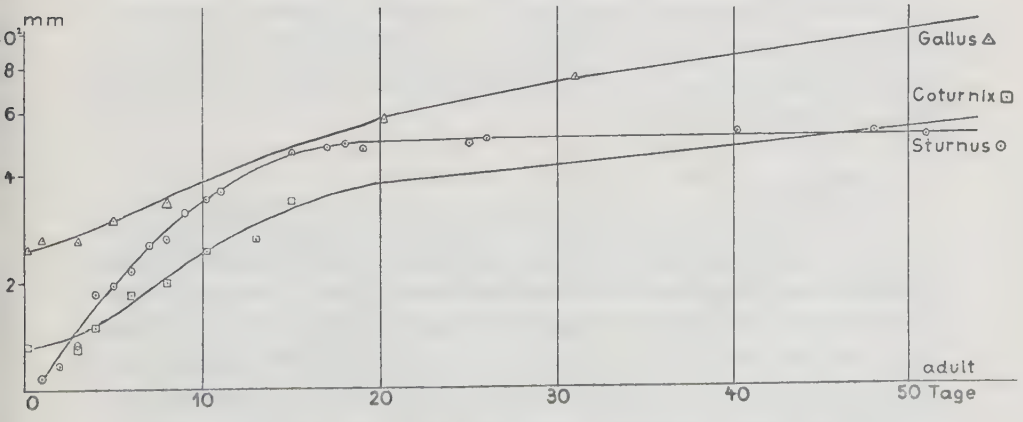



*Fig. 1.* Wachstum des M. p. th. bei Huhn, Wachtel und Star. Größte Länge des Muskels in mm auf logarithmischer Skala aufgetragen.

rascher als nachher. Der Wachstumsrhythmus weicht funktional bedingt ab vom Typus der Hühnervögel, wie er bei Gallus zu finden ist. Beim Staren wächst der M. p. th. diskontinuierlich, entsprechend dem Ontogenesetypus mit ausgeprägter Präjuvenilphase.

*Errington* hat an Wildfängen von Wachteln erstaunlich große Unterschiede im Gewicht der Brustmuskulatur festgestellt (von 200 g bis 90 g herab), was ihn zur Vermutung führte, dieser größte Muskel der Vögel diene in gewissem Maße als Nahrungsreserve. Auch aus den eigenen Beobachtungen an Hühnchen und Staren darf geschlossen werden, daß die Brustmuskulatur bei längerer Unterernährung in beträchtlichem Ausmaß abgebaut werde.

## *IV. Histologie der Brustmuskulatur.*

### *1. Einleitung.*

Im Bestreben, die bereits im morphologischen Kapitel herausgearbeiteten Besonderheiten der Ontogenese der Brustmuskulatur von Haushuhn, Wachtel und Star noch präziser zu erfassen, wurde auch deren histologischer Aufbau vergleichend untersucht. Aus dem großen und immer noch sehr umstrittenen Gebiet der Muskelhistologie sind hier wenige Fragen herausgegriffen worden, deren Studium weitere charakteristische Unterschiede im Bau der Flugmuskulatur der drei Vogelarten ergab.

Zuerst ist der Fasertypus, insbesondere die Fibrillenanordnung, näher untersucht worden. In engem Zusammenhang damit stehen die Blutversorgung und Zahl, Anordnung und Größe der Kerne der Muskelfasern. Besonders gründlich wurden die Faserkaliberbestimmungen vorgenommen. Zur Beurteilung der Meßergebnisse war eine kleine Untersuchung an isolierten Fasern über deren Form, speziell über die Faserenden nötig.

### *2. Fasertypus.*

Viele Muskeln sind nicht einheitlich „rot“ oder „weiß“, sondern aus zwei oder drei Fasersorten zusammengesetzt. Deshalb hat sich das Interesse längst auf die Charakterisierung der Fasertypen konzentriert. Die Mehrzahl der Autoren nimmt an, daß man die vielen, im Einzelnen recht verschiedenen Fasertypen im großen und ganzen in zwei Gruppen einteilen könne, wobei die in Tabelle 5 untereinandergestellten Typen vergleichbar seien und ähnliche Eigenschaften hätten.

*Tabelle 5.*

**Zusammenstellung der Charakteristika der Fasertypen nach der Literatur.**

| „weiß" | [1]) | „rot" |
|---|---|---|
| bei Huhn, Wachtel | | bei Wachtel, Star |
| hell | (—) | dunkel |
| klar | | trüb |
| protoplasmaarm | | protoplasmareich |
| arm an Granula | | reich an Granula |
| größerer Wassergehalt | | kleinerer Wassergehalt |
| Fibrillenfelderung | + | Säulchenfelderung |
| deutliche Querstreifung | (+) | deutliche Längsstreifung |
| kernarm | — | kernreich |
| kleine Kerne | — | große Kerne |
| wenig Kapillaren | + | viel Kapillaren |
| wenig Bindegewebe | | viel Bindegewebe |
| großkalibrig | + | kleinkalibrig |
| rasch zuckend | — | langsam zuckend |
| Zuckungsmuskeln | — | Haltungsmuskeln |
| tetanische Reaktion | | tonische Reaktion |
| kurze Kontraktionen | + | Dauerleistungen |

Das bei der Behandlung der Muskelfarbe über Verallgemeinerungen Gesagte gilt auch für die Fasertypen. Es gibt nicht wenig Ausnahmen, die sich der in Tabelle 5 wiedergegebenen Einteilung nicht fügen. (Die an Huhn, Wachtel und Star beobachteten Abweichungen sind in der Tabelle mit — bezeichnet.)

Der Plasmagehalt wurde in dieser Arbeit nicht geprüft. *Knoll* kommt auf Grund seiner eingehenden diesbezüglichen Untersuchungen zum Schluß, daß die besten Flieger unter den Vögeln im großen Brustmuskel ausschließlich oder fast ausschließlich protoplasmareiche, die schlecht fliegenden Gallinacei vorwaltend protoplasmaarme Fasern haben. *Knoll* beobachtete neben rein fibrillären Fasern solche, deren Fibrillen zu Säulchen von rundlichem oder blätterigem Querschnitt angeordnet sind. *Heidenhain* zeigte, daß die Fibrillen nie ganz gleichmäßig verteilt sind, sondern stets zu zweien, seltener zu dreien oder vieren in „Bündeln" oder „Muskelsäulchen" angeordnet sind. Eine wahre „Fibrillenfelderung" gibt es seiner Ansicht nach nicht. *Krüger* (1929 und 1931) und seine Schüler *Fürlinger*, *Danzinger*, *Köhler* und *Thiel* haben an Amphibien, Reptilien und Säugern Fasern mit Fibrillenfelderung und Fasern mit Säulchenfelderung nachgewiesen und gezeigt, daß erstere für die tetanische, letztere für die tonische Leistung des Muskels verantwortlich sind. *Nel* hat auch an der Muskulatur der Hinterextremität einer Reihe von Vögeln die zwei Fasertypen gefunden.

[1]) In dieser Kolonne sind mit + oder — Übereinstimmung resp. Abweichung der eigenen Beobachtungen von der allgemein vertretenen Auffassung gekennzeichnet.

*Huhn.* Der M. p. th. des Haushuhns wurde schon wiederholt als Beispiel für ausgesprochen „weiße" Muskelfasern gewählt und z. T. näher untersucht, z. B. von *Grützner*, *Knoll*, *Knoblauch*, *Schieffer-decker*, 1913 und *Watzka*. Die Verteilung der Myofibrillen entspricht einigermaßen der für die Fibrillenfelderung gegebenen Definition. Ganz gleichmäßig sind die Fibrillen allerdings nie auf dem Querschnitt verteilt. Es stehen immer zwei, drei Fibrillen etwas näher beieinander; aber ohne sich ganz zu berühren, oder gesonderte Gruppen zu bilden.

In einzelnen Faserbündeln erster Ordnung erkennt man eine einzige (ausnahmsweise zwei bis drei), meist zentral gelegene Fasern mit fast kreisrundem Querschnitt, die oft größer sind als die übrigen Fasern (siehe Fig. 4). Diese Fasern verhalten sich auch färberisch anders. Sie sind häufig schon ganz entfärbt, wenn die Präparate bis zur richtigen Tinktion der „hellen" Fasern differenziert wurden. Ausnahmsweise sind sie viel dunkler gefärbt, als die übrigen Fasern. Die Fibrillen sind in diesen Fasern zu dickeren ovalen Säulchen zusammengeschweißt, die einen wesentlich größeren Durchmesser haben, als die einzelnen Fibrillen. Es handelt sich möglicherweise[1]) um vereinzelt auftretende Fasern mit Säulchenfelderung. Individuen vom 20. Tg., 31. Tg., 68. Tg. und 90. Tg. pe. zeigten alle, wie die adulten Tiere, solche Fasern mit Säulchenfelderung. *Knoll* beobachtete an Goldpräparaten des großen Brustmuskels des Haushuhns vereinzelte dünne und protoplasmareiche Fasern. Ob er die oben beschriebenen Fasern mit Säulchenfelderung meint, ist nicht sicher, da diese meistens einen größern Durchmesser haben, als die übrigen Fasern. Jedenfalls steht fest, daß *der M. p. th. des Haushuhns aus zwei Fasertypen zusammengesetzt ist. Die überwiegende Mehrzahl der Fasern weist Fibrillenfelderung, ein verschwindend kleiner Teil Säulchenfelderung auf.*

*Wachtel.* Das histologische Bild der Brustmuskulatur der Wachtel weicht stark ab von den beim Huhn gefundenen Verhältnissen. Auf den ersten Blick schon fallen zwei Fasertypen durch ihr sehr verschiedenes Kaliber auf. An der Peripherie der Faserbündel erster Ordnung liegt ein nicht immer geschlossener Ring von Fasern, die einen drei bis sechs mal so großen Durchmesser haben, wie die übrigen Fasern. Diese *großen Fasern* sind in vielen Präparaten

[1]) Teilweise könnten es sehr stark kontrahierte Fasern sein, die eine „Säulchenfelderung" vortäuschen.

dunkler gefärbt, als die kleinen Fasern. Manchmal sind sie auch heller, besonders bei weit fortgeschrittener Differenzierung der Präparate. Die großen Fasern zeichnen sich durch gleichmäßige Verteilung der Fibrillen aus. Selbstverständlich beobachtet man nie eine geometrisch strenge Regelmäßigkeit der Abstände zwischen den Fibrillen. Aber ebensowenig können Säulchen oder auch nur eine regelmäßigere Gruppenbildung beobachtet werden, wie sie *Heidenhain* für jeden Muskel annimmt. Die großen Fasern sind ein Schulbeispiel für Fibrillenfelderung. Um die Charakterisierung der beiden Fasertypen zu vervollständigen, seien hier in aller Kürze Beobachtungen über die Kerne und die Blutversorgung beigefügt, die eigentlich in den folgenden zwei Abschnitten behandelt werden sollten. In jedem Querschnitt der großen Fasern zählt man drei bis sechs Kerne, die unregelmäßig auf dem ganzen Querschnitt verteilt sind. Die Blutversorgung ist viel schwächer als die der kleinen Fasern. Man trifft pro Faserquerschnitt nur ab und zu einen, selten zwei, oft gar keinen Erythrocyten als Zeugen für quergeschnittene Kapillaren, die die Fasern begleiten.

In den *kleinen Fasern* sind die Fibrillen in Gruppen angeordnet, so wie wir das beim Staren sehen werden (siehe Fig. 6). Die Gruppen von vier bis sechs Fibrillen sind allerdings nicht streng voneinander getrennt. Es finden sich immer drei bis vier Fibrillen nahe beieinander; zwei bis drei weitere stehen etwas seitwärts, sozusagen als Ausläufer der Gruppe. Letztere können nicht immer mit Sicherheit der einen oder andern Fibrillengruppe zugeteilt werden. Die kleinen Fasern haben demnach eine Säulchenfelderung, die, wie beim Staren, nicht so klar abgesonderte Säulchen aufweist, wie sie von *Thiel* u. a. beschrieben wurden. Die Kerne liegen immer peripher, im Sarkoplasmabezirk, der sich außerhalb der Fibrillenmaße befindet. Pro Faserquerschnitt findet man einen, manchmal keinen, selten zwei Kerne. Die Blutversorgung ist äußerst intensiv. Bei jedem Faserquerschnitt verraten drei bis fünf, ausnahmsweise auch weniger quergeschnittene Erythrocyten das Vorhandensein von Kapillaren.

Tabelle 6 enthält die aus 20 Faserbündeln erster Ordnung gewonnenen Mittelwerte. Die kleinen Fasern bilden zahlenmäßig die Hauptmasse des Muskels. Infolge des enormen Größenunterschiedes, der zwischen den zwei Fasertypen besteht, nehmen die in viel größerer Anzahl auftretenden kleinen Fasern (91 %) nur 58 % der Gesamtfläche ein.

*Tabelle 6.*

Anzahl und Fläche der kleinen und großen Fasern des M. p. th. der Wachtel.

| | Anzahl der Fasern | | Fläche der Fasern | |
|---|---|---|---|---|
| | kleine | große | kleine | große |
| 1. total | 3829 | 385 | 281 | 200 |
| in % | 90,9 | 9,1 | 58 | 42 |
| 2. max. | 333 | 50 | 27,8 | 18,9 |
| in % | 96 | 21 | 75 | 67 |
| 3. min. | 70 | 10 | 4,4 | 5 |
| in % | 79 | 4 | 33 | 25 |

1. = Totalzahlen aus den 20 Faserbündeln.
2. und 3. = Größte, resp. kleinste Zahl bei einzelnen Faserbündeln.

Eine Wachtel vom 4. Tg. pe. zeigt auf den Querschnitten schon ganz deutlich die zwei Fasertypen (siehe Fig. 7). Die großen Fasern haben einen zwei- bis dreimal so großen Durchmesser, wie die kleinen und zählen 50 bis 70 Fibrillen im Querschnitt, die kleinen Fasern dagegen 10 bis 20 Fibrillen. Die Fibrillen sind noch in beiden Fasertypen ziemlich gleichmäßig verteilt.

*Ewald* bildet Querschnitte durch den M. p. th. der Taube ab, der ähnliche, aber nicht so ausgeprägte Größenunterschiede zwischen den zwei Fasertypen zeigt.

*Der M. p. th. der Wachtel ist ein selten schönes Beispiel für einen gemischtfaserigen Muskel. Die Unterschiede zwischen den beiden Fasertypen sind so groß, daß ihre Verwechslung nahezu ausgeschlossen ist.* Wir haben ein geeignetes Objekt für weitere, vor allem histophysiologische Untersuchungen über die zwei Fasertypen vor uns.

*Star.* Daß der M. p. th. des Staren zu den roten Muskeln gehört, wurde bereits gesagt. Eine Reihe von Autoren, z. B. *Knoll*, *Danzinger*, *Thiel* und *Nel* haben festgestellt, daß die weiße Muskulatur mehr oder weniger ausschließlich aus Fasern mit Fibrillenfelderung, die rote dagegen aus Fasern mit Säulchenfelderung gemischt mit andern Fasern zusammengesetzt sei. Für die Wachtel trifft dies zu. Die Autoren betonen aber, daß es auch Ausnahmen von der Regel gebe. Zu diesen Ausnahmen gehört der M. p. th. des Staren, der aus einem einzigen Fasertypus aufgebaut ist, dessen Fibrillenanordnung wir im folgenden kurz beschreiben wollen (siehe Fig. 8). Beim adulten Tier sind die Fibrillen nicht gleichmäßig im Faserquerschnitt verteilt. Es stehen meistens drei bis fünf oder mehr Fibrillen in Grüppchen näher bei-

einander. Diese Gruppen bilden allerdings nicht eigentliche Säulchen, da sie nicht durch breitere Plasmabrücken voneinander getrennt sind. In der Unterschenkelmuskulatur des Staren finden sich Fasern, die eine typische Säulchenfelderung aufweisen. Dort ist jede Fibrillengruppe deutlich von den andern getrennt durch breite Protoplasmazwischenräume. Im M. p. th. beobachten wir lediglich eine ungleiche Aufteilung der Fibrillen in Gruppen, die teilweise zusammenhängen, ineinander übergehen, unregelmäßig verteilt sind und entsprechende ungleiche Plasmaräume freilassen.

Die Fibrillenaufteilung ist nicht in allen Fasern des Muskels genau dieselbe. In den distal gelegenen Fasern sind die Fibrillen gleichmäßiger angeordnet, als in den proximalen, tiefern Partien des Muskels, deren Fasern eine ausgesprochenere Gruppierung der Fibrillen aufweisen.

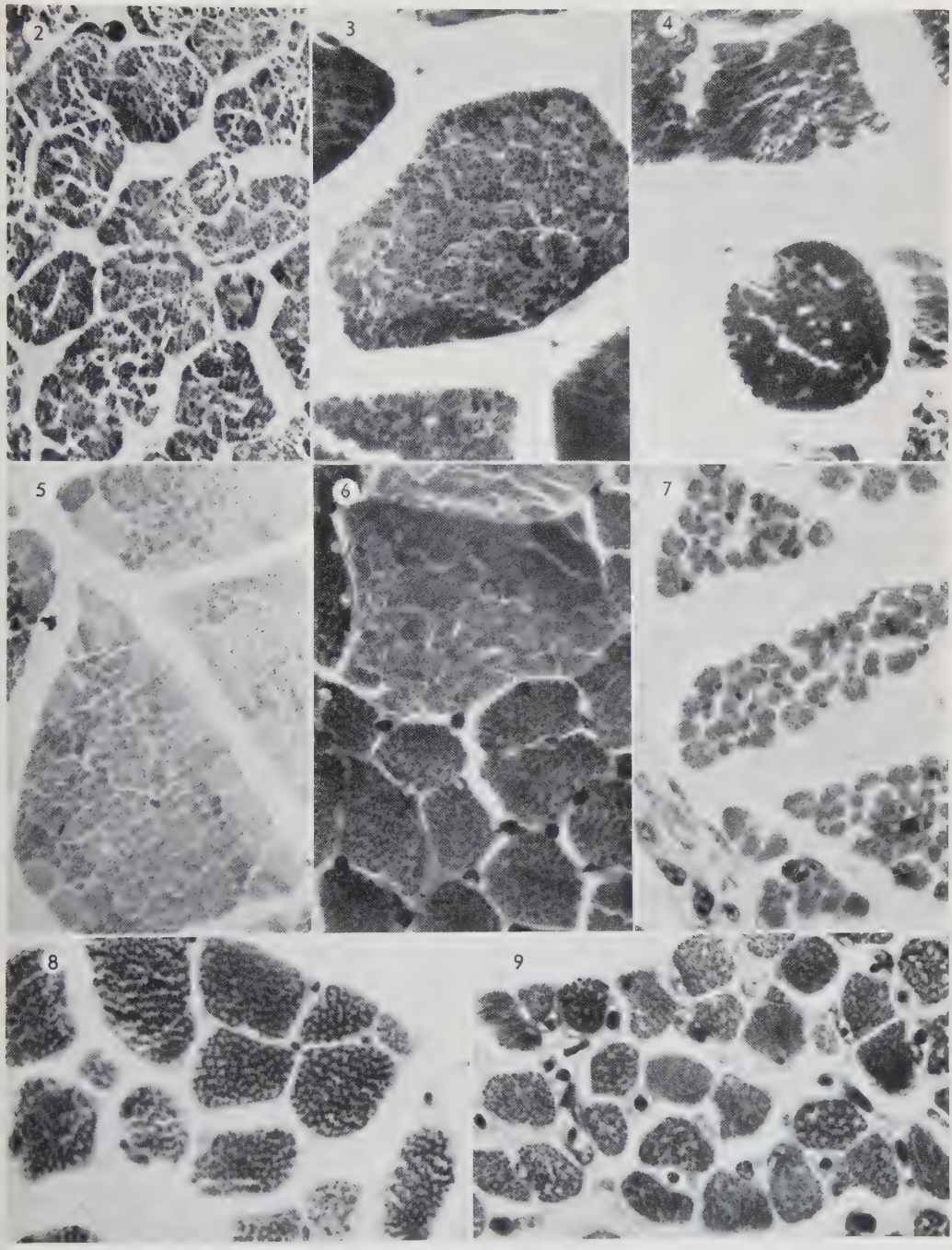
Betrachten wir im Überblick die Ausbildung dieses Fasertypus in der Ontogenese des Staren. Am Schlüpftag werden die Fasern aus einem Kranz von vier bis sieben, ausnahmsweise auch mehr Fibrillen gebildet. Manchmal verlaufen ein bis zwei Fibrillen im Innern des Kranzes. Am 5. Tg. pe. finden sich auf den Faserquerschnitten 10–20 Fibrillen, die noch gleichmäßig verteilt sind. Am 8. Tg. pe. ist die Zahl der Fibrillen schon wesentlich größer geworden. Auf einem Faserquerschnitt zählen wir deren 30–90, die nicht mehr regelmäßig verteilt sind. Da und dort stehen zwei oder drei Fibrillen näher beieinander. Am 11. Tg. pe. tritt bei manchen Fasern ein meist sehr regelmäßiger Kranz von Fibrillen auf, der alle andern Fibrillen umschließt. Die Zusammenrottung der Fibrillen zu Grüppchen wird deutlicher. Am 15. Tg. pe. wird die Gruppierung von je drei bis fünf Fibrillen ausgeprägter (siehe Fig. 9). Die Gruppen sind allerdings nicht klar voneinander getrennt durch sie allseitig umgebende Plasmabezirke. Auf einem Faserquerschnitt zählt man ca. 50–130 Fibrillenquerschnitte. Teilweise sind wohl die nebeneinander liegenden Fibrillen durch Spaltung auseinander hervorgegangen. Jedenfalls beobachtet man häufig zwei besonders nahe nebeneinanderliegende Fibrillen. In wenig differenzierten Präparaten treten einzelne der Gruppen als ziemlich einheitliche Farbflecke auf. Am 19. Tg. pe., also zur Zeit des Ausfliegens der jungen Staren, ist die Säulchenbildung ziemlich weit fortgeschritten. Immerhin lassen sich die Gruppen von drei bis fünf Fibrillen noch nicht so deutlich voneinander trennen, wie bei den adulten Tieren. In den distalen Muskelfasern sind die Fibrillen gleichmäßiger auf dem Querschnitt verteilt, als in

tiefern Muskellagen. Am 40. Tg. pe. ist die Gruppierung der Fibrillen zu Säulchen so weit fortgeschritten, wie bei den adulten Tieren.

Zusammenfassend stellen wir fest, daß die Fasern des M. p. th. des Staren eine Gruppierung der Fibrillen aufweisen, die von mehreren Autoren als Säulchenfelderung bezeichnet wurde. Es muß aber nachdrücklich darauf hingewiesen werden, daß die Strukturen dieses Fasertypus (mit „Säulchenfelderung") bei verschiedenen Tierarten, insbesondere bei Arten aus verschiedenen Klassen, voneinander abweichen. Die beim Staren gefundenen Verhältnisse entsprechen nicht genau den von *Fürlinger*, *Hamacher*, *Danzinger*, *Köhler*, *Thiel* und *Nel* an verschiedenen Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugern beobachteten Verhältnissen.

*Vergleich des Fasertypus der drei Arten.* Der M. p. th. ist bei Huhn, Wachtel und Star in bezug auf die Fasertypen sehr verschieden strukturiert. Beim Huhn weist die überwiegende Mehrzahl der Fasern Fibrillenfelderung auf. Nur vereinzelt findet man Fasern mit Säulchenfelderung, die meist wesentlich größer sind als die übrigen Fasern, was nicht mit den Angaben in der Literatur und mit den Befunden an der Wachtel über Fasern mit Säulchenfelderung übereinstimmt. Das Huhn braucht seinen M. p. th. nur während kurzer Zeitspannen zum Fliegen, was wahrscheinlich in funktionalem Zusammenhang steht mit seiner nahezu ausschließlichen Zusammensetzung aus Fasern mit Fibrillenfelderung. Bei der Wachtel sind beide Fasertypen vertreten. Ein relativ kleiner Teil der Fasern zeigt Fibrillenfelderung, die andern Säulchenfelderung. Die Wachtel lebt meist wie das Huhn vor allem auf dem Boden. Als Zugvogel vollbringt sie aber

*Fig. 2.* Gallus, 31. Tg. pe. Querschnitt einiger Fasern des M. p. th. Vergr. 835×. *Fig. 3.* Gallus, adult. Typischer Faserquerschnitt des M. p. th. mit ziemlich gleichmäßiger Fibrillenverteilung. Vergr. 835×. *Fig. 4.* Gallus, adult. Vereinzelt auftretende Faser des M. p. th. mit Säulchenfelderung. Vergr. 835×. *Fig. 5.* Coturnix, 100. Tg. pe. Faserbündel erster Ordnung des M. p. th. „Rote" und „weiße" Fasern mit deutlich verschiedenem Kaliber und verschiedener Kapillarversorgung. Die großen, „weißen" Fasern liegen meist randständig. Vergr. 125×. *Fig. 6.* Coturnix, adult. Große und kleine Fasern des M. p. th. mit deutlich verschiedener Fibrillenanordnung und Kapillarversorgung. Die großen Fasern zeigen Fibrillenfelderung, die kleinen Säulchenfelderung. Vergr. 835×. *Fig. 7.* Coturnix, 4. Tg. pe. Faserbündel erster Ordnung des M. p. th. Schon bei diesem frühen Stadium lassen sich die großen von den kleinen Fasern unterscheiden. Vergr. 835×. *Fig. 8.* Sturnus, adult. Gruppierung der Fibrillen im M. p. th. in einer Art von „Säulchenfelderung". Vergr. 835×. *Fig. 9.* Sturnus, 15. Tg. pe. Zusammenballung der Fibrillen zu „Säulchen" in den Fasern des M. p. th. Vergr. 835×.


2
3
4
5
6
7
8
9

ausgesprochene Dauerleistungen, zieht sie doch im Herbst genau so wie der Star, aus unsern nördlichen Gegenden fort ans Mittelmeer, ja oft bis nach Südafrika. Dieses Doppelwesen: Bodenvogel und Zugvogel dürfte in engem Zusammenhang stehen mit der Zusammensetzung des M. p. th. aus den zwei Fasertypen.

Beim Staren ist der M. p. th. einheitlich aus Fasern mit Säulchenfelderung zusammengesetzt. Die Fibrillenanordnung entspricht den Verhältnissen, die wir in den kleinen Fasern bei der Wachtel finden. Der Star ist nicht nur ein Zugvogel, sondern bekanntlich auch sonst ein guter Flieger. Er erhascht seine Nahrung teilweise im Flug und führt je nach der Gegend täglich größere Flüge aus, um vom Standplatz zum manchmal ziemlich weit entfernten Schlafplatz zu gelangen.

*Die Verteilung der Fasern mit Säulchen- und Fibrillenfelderung bei Huhn, Wachtel und Star spricht für einen Zusammenhang zwischen der fibrillären Struktur und der Funktion eines Muskels.* Weiße Muskulatur und Fasern mit Fibrillenfelderung ergeben kurze und weniger intensive Kontraktionen. Rote Muskeln und Fasern mit Säulchenfelderung ermöglichen erstaunliche Dauerleistungen (Zugvögel). Die weit verbreitete Auffassung, daß die weißen Muskeln sich rasch, die roten dagegen langsam kontrahieren, trifft für Huhn, Wachtel und Star sicher nicht zu.

### 3. *Kerne.*

In diesem Abschnitt werden lediglich einige kurze Hinweise gegeben – vor allem im Zusammenhang mit den Fasertypen – über Lagerung, Zahl und Größe der Kerne. *Ranvier* (1873, 1874), *Danzinger* und *Watzka* finden in den weißen Fasern immer weniger Kerne, in den roten Fasern viel Kerne. Andere Autoren sprechen sich wenig bestimmt über den Zusammenhang aus. Über die Lage der Kerne gehen die Ansichten noch weiter auseinander. *Ranvier* findet bei den weißen Fasern meist randständige, bei den roten Fasern zentral gelegene Kerne. *Knoll* beobachtet bei Vögeln das Gegenteil. In weißen Fasern sind die Kerne über den ganzen Querschnitt verteilt, in roten Fasern meist randständig. *Thiel* und *Nel* finden nur randständige Kerne. In den Arbeiten von *Schiefferdecker* finden sich reiche Angaben über Größe, Anzahl, Volumen der Kerne und deren zahlenmäßigen Beziehungen zur Muskelfaser. *Watzka* zählt in den trüben Fasern des M. p. th. des Rebhuhns dreimal soviel Kerne wie in den hellen Fasern des M. p. th. des Haushuhns. Bei letzterem findet er durchschnittlich 1,4 Kerne pro Faserquerschnitt.

*Huhn.* Nach den eigenen Beobachtungen sind beim Haushuhn im M. p. th. die Kerne wahllos in der ganzen Faser verteilt. In einem Faserquerschnitt von 6 $\mu$ Dicke liegen durchschnittlich drei bis fünf

Kerne (siehe Fig. 10). *Watzkas* Durchschnittszahl von 1,4 ist sicher zu tief gegriffen. Auf den Längsschnitten erkennt man, daß die Kerne sehr langgestreckt sind. In Tabelle 7 sind die am Haushuhn ermittelten Minima, Maxima und Durchschnittswerte für Länge und Durchmesser der Kerne zusammengestellt. Die Tabelle 7 stützt sich auf ein kleines Zahlenmaterial und kann deshalb kein genaues quantitatives Bild der Kernverhältnisse geben. Sie genügt trotzdem den hier gestellten Anforderungen, da charakteristische Unterschiede in der Kerngröße der beiden Fasertypen in Erscheinung treten. Die eigenen Messungen stimmen nicht schlecht überein mit denjenigen *Schiefferdeckers* (1913) und geben zusätzlich ein Bild der Größenverhältnisse der Kerne im Laufe der Ontogenese. Die Embryonen besitzen kürzere, kugligere Kerne, als die adulten Tiere. Es paßt ganz ins Bild der Hühnchenentwicklung, daß am 20. Tg. pe. die Kerne noch nicht die adulte Länge und die charakteristische langgestreckte Form erreicht haben.

*Wachtel.* Lage und Zahl der Kerne sind bei der Wachtel sehr verschieden in den beiden Fasertypen. In den großen, „weißen" Fasern liegen durchschnittlich drei bis sechs Kerne auf jedem Faserquerschnitt von 6 $\mu$ Dicke verteilt, während die kleinen „roten" Fasern pro Querschnitt nur einen Kern enthalten, der immer randständig ist. Sehr interessant ist der Größenunterschied der Kerne in den „weißen" und „roten" Fasern. In ersteren finden sich lange Kerne, wie beim Huhn, in letztern dagegen wesentlich kürzere Kerne.

*Star.* Auf den Querschnitten des M. p. th. des adulten Staren liegen die Kerne immer peripher, außerhalb der Fibrillenmasse, im Sarkolemm der Faser. In manchem der 6 $\mu$ dicken Querschnitte findet man gar keinen, in andern einen und nur selten zwei Kerne. Die Längsschnitte zeigen, daß die Kerne nur selten so lang sind wie diejenigen des Huhns, wohl aber ebenso schmal. Form und Größe sind weniger einheitlich.

*Vergleich.* Die weiße Brustmuskulatur des Haushuhns und die weißen Fasern der Wachtel haben viele, große, wahllos verteilte Kerne. Die rote Flugmuskulatur von Grünfink, Sperling und Star und die roten Fasern der Wachtel haben wenige, kleinere und stets peripher gelagerte Kerne. Diese eindeutigen Unterschiede in den Kernverhältnissen der weißen und roten Fasern resp. Muskeln sind in Tabelle 8 übersichtlich zusammengestellt.

*Tabelle 7.*

Länge und Durchmesser der Kerne im M. p. th. des Haushuhns, der Wachtel und des Staren (Maße in $\mu$).

| Alter | | Länge | | | Durchmesser | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | min. | max. | Durchschnitt | min. | max. | Durchschn. |
| *Huhn* | | | | | | | |
| 6. Tg. e. | | 9,1 | 11,7 | 10,3 | 3,9 | 4,5 | 4,0 |
| 14. Tg. e. | | 7,1 | 11,7 | 9,1 | 3,2 | 5,2 | 3,9 |
| 1. Tg. pe. | | 9,1 | 11,7 | 10,6 | 2,0 | 4,5 | 3,1 |
| 20. Tg. pe. | | 9,7 | 11,7 | 10,9 | 2,0 | 3,3 | 2,7 |
| 3 Monate | | 9,1 | 15,6 | 11,2 | 2,0 | 2,6 | 2,2 |
| adult | | 11,0 | 16,9 | 14,1 | 1,3 | 2,6 | 2,1 |
| *Wachtel*[1]) | | | | | | | |
| Schl.tag | w | 5,2 | 7,8 | 6,5 | 1,3 | 1,9 | 1,4 |
| | r | 3,9 | 7,1 | 5,4 | 1,3 | 1,9 | 1,3 |
| 14. Tg. pe. | w | 3,2 | 7,8 | 5,9 | 1,3 | 2,6 | 2,0 |
| | r | 3,2 | 6,5 | 4,3 | 1,3 | 2,6 | 2,0 |
| adult | w | 12,3 | 19,5 | 14,7 | 2,6 | 3,2 | 2,7 |
| | r | 7,8 | 13,0 | 10,6 | 1,3 | 2,6 | 1,8 |
| *Star* | | | | | | | |
| 6. Tg. e. | | 8,5 | 10,4 | 9,5 | 2,6 | 3,9 | 3,0 |
| 10. Tg. e. | | 6,5 | 10,4 | 8,4 | 2,6 | 3,9 | 3,0 |
| 13. Tg. e. | | 7,8 | 10,4 | 9,6 | 2,6 | 2,6 | 2,6 |
| 1. Tg. pe. | | 9,1 | 14,3 | 11,8 | 2,0 | 3,3 | 2,2 |
| 10. Tg. pe. | | 6,5 | 11,7 | 9,7 | 3,2 | 5,2 | 4,2 |
| 19. Tg. pe. | | 5,8 | 11,7 | 9,2 | 2,6 | 5,8 | 4,1 |
| 60. Tg. pe. | | 6,5 | 10,4 | 8,1 | 3,2 | 5,8 | 4,3 |
| adult | | 3,9 | 11,7 | 7,5 | 1,3 | 5,2 | 3,1 |

## 4. *Blutversorgung.*

In diesem Abschnitt wird die Blutversorgung der untersuchten Muskeln zahlenmäßig nicht genau erfaßt. *Krogh* hat gezeigt, daß nur auf Injektionspräparaten sämtliche Kapillaren aufzufinden sind. Die eigenen Beobachtungen erfolgten auf den Längsschnitten, die für die andern histologischen Untersuchungen angefertigt worden sind. Obwohl sie quantitativ kein genaues Bild der Kapillarversorgung geben, zeigte es sich bald, daß die charakteristischen Unterschiede, die in der Blutversorgung der beiden Fasertypen bestehen, auch auf den nichtinjizierten Präparaten klar zutage treten.

*Ranvier* (1873) hat nachgewiesen, daß der Farbunterschied der weißen und roten Muskeln nicht oder jedenfalls nicht vorwiegend vom verschiedenen Gehalt an Blutgefäßen abhängt, sondern vom Vorhandensein eines besondern Muskelfarbstoffs (Myohämatin). Das schließt die Möglichkeit nicht aus, daß die Blutversorgung der beiden Muskeltypen verschieden sei, worauf *Ranvier* (1874 b) selber

[1]) Die Kerne der großkalibrigen, „weißen" Fasern (w) und der kleinkalibrigen, „roten" Fasern (r) wurden gesondert ausgemessen.

*Tabelle 8.*

Kernverhältnisse des M. p. th. nach den Angaben von *Schiefferdecker* (1913) (mit * bezeichnet) und eigenen Beobachtungen.

| Art | Musk.-Farbe | Stellung der Kerne | Kernzahl[1]) | Durchmesser[2]) | Kernlänge in $\mu$ |
|---|---|---|---|---|---|
| *Huhn | weiß | a. d. ganzen Querschnitt | 2,34 | 1,87 | 12,66 |
| Huhn | weiß | „ | ca. 3 | 2,1 | 14,1 |
| Wachtel | weiß | „ | ca. 3 | 2,7 | 14,7 |
| Wachtel | rot | peripher | ca. 1 | 1,8 | 10,6 |
| *Grünfink | rot | peripher | 0,75 | 2,92 | 8,55 |
| *Sperling | rot | peripher | 0,71 | 2,99 | 9,56 |
| Star | rot | peripher | ca. 1 | 3,1 | 7,5 |

in einer speziell dieser Frage gewidmeten Arbeit hinweist. *Watzka* findet, daß der rote Flugmuskel des Rebhuhns und der Wildente und die rote Beinmuskulatur des Wildkaninchens reicher mit Kapillaren versehen sind, als die weißen Vergleichsmuskelgruppen bei Haushuhn, Hausente und Hauskaninchen. *Steudel* hat an roten Krötenmuskeln wesentlich höhere Kapillarzahlen gefunden, als an weißen Froschmuskeln.

Die bisher bekannten Tatsachen lassen die Vermutung zu, daß bei Huhn, Wachtel und Star interessante Unterschiede in der Blutversorgung des Flugmuskels bestehen.

*Huhn.* Beim adulten Huhn sieht man auf Längsschnitten zwischen den einzelnen Fasern, ihnen auf einer längern Strecke folgend, Kapillaren. Die Abstände zwischen den Kapillaren sind nicht immer dieselben. Manchmal verläuft in zwei oder sogar vier aufeinanderfolgenden Faserzwischenräumen je eine Kapillare. Oft aber stellen wir einen oder zwei kapillarenfreie Faserzwischenräume fest. Meistens sind die Kapillaren so weit, daß die Erythrocyten auch schief zu deren Längsachse liegen können.

Auf Querschnitten kann man die Zahl der Kapillaren besser bestimmen. Man erkennt sie anhand der quergeschnittenen Erythrocyten (siehe Fig. 10). Genau ist die Methode allerdings nicht, da nicht alle Kapillaren erfaßt werden. Die Zahl der Erythrocyten, die sich in einem Gesichtsfeld findet, ist ungefähr halb so groß wie die Anzahl der Faserquerschnitte. Es würde also auf jede Faser durchschnittlich eine Kapillare entfallen, da die meisten Kapillaren zwei angrenzende Fasern bedienen.

[1]) Durchschnittliche Zahl der Kerne pro Faserquerschnitt von 6 $\mu$.

[2]) *Schiefferdecker* gibt die Querschnittsfläche in Quadratmikra, die eigenen Zahlen den Durchmesser in $\mu$.

*Wachtel.* Bei der Wachtel sind die Verhältnisse interessant, weil die Blutversorgung der zwei Fasertypen sehr verschieden ist (siehe Fig. 11). Bei den großen Fasern mit Fibrillenfelderung entfällt auf ein bis zwei Fasern eine Kapillare. Bei den kleinen Fasern mit Säulchenfelderung dagegen ist jeder Faserquerschnitt von drei bis fünf Erythrocyten umgeben, die das Vorhandensein von Kapillaren anzeigen. *Die Fasern mit Säulchenfelderung haben also ungefähr drei bis zehnmal mehr Kapillaren als die Fasern mit Fibrillenfelderung.* Da aber die Fasern mit Säulchenfelderung einen mindestens dreimal geringeren Durchmesser haben, ist das für den Stoffwechsel wichtige Verhältnis einer Kapillare zu dem durch sie zu versorgenden Faservolumen bei den kleinen Fasern mit Säulchenfelderung noch viel günstiger, als es schon aus der drei- bis zehnmal höheren Kapillarenzahl pro Faser hervorgeht.

*Star.* Die Versorgung des M. p. th. des Staren mit Kapillaren entspricht ziemlich genau derjenigen der Fasern mit Säulchenfelderung der Wachtel (siehe Fig. 12). Auf Längsschnitten des adulten Staren sieht man meistens in jedem Faserzwischenraum eine Kapillare verlaufen. Die Erythrocyten sind darin langgestreckt, da die Kapillaren viel enger sind, als beim Huhn.

Beim adulten Staren sieht man jeden Faserquerschnitt von vier bis sechs Erythrocyten umgeben. Da die Kapillaren selber, wenn sie keine Erythrocyten enthalten, auf den nicht injizierten Querschnitten sehr schwer zu erkennen sind, muß angenommen werden, daß die wirkliche Zahl der Kapillaren höher ist als die auf Grund der vorhandenen Erythrocyten ausgezählte. Nebenbei sei erwähnt, daß man das enge Kapillarennetz mit den Anastomosen sehr schön sehen kann, wenn unfixierte Muskelstückchen in Glycerin zerzupft werden.

In der Mitte jedes Muskelfaserbündels erster Ordnung sieht man bei günstig getroffenen Schnitten nebeneinander eine große Arterie und eine Vene.

Die Ausbildung des Kapillarennetzes in der Ontogenese entspricht zeitlich durchaus den andern Bildungsprozessen im M. p. th. Am 5. Tg. pe. entfällt (auf Querschnitten beobachtet) nur etwa auf 15–20 Fasern eine Kapillare, wobei allerdings berücksichtigt werden muß, daß die Blutzirkulation bei jungen Stadien noch nicht sehr rege ist. Die Kapillaren sind weniger gefüllt und die Wahrscheinlichkeit, daß sie sich auf den Querschnitten durch Erythrocyten verraten, ist geringer als bei adulten Tieren. Am 8. Tg. pe. ist ungefähr jeder fünften Faser eine Kapillare zugeordnet. Am 19. Tg. pe. entfallen

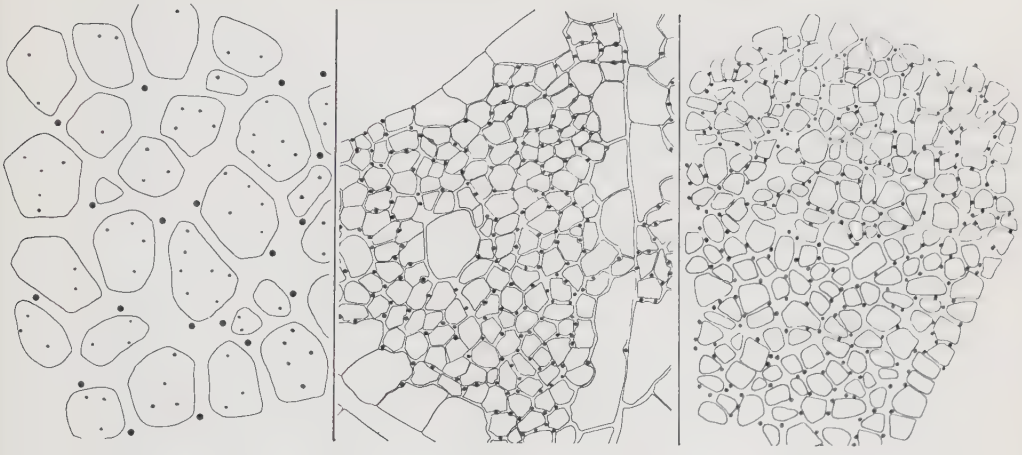


*Fig. 10.* *Fig. 11.* *Fig. 12.*

*Fig. 10.* Gallus, adult. Teil eines Faserbündels erster Ordnung des M. p. th. im Querschnitt. Die Kapillaren sind durch größere, die Muskelkerne durch kleinere Punkte bezeichnet. Vergr. 180×. *Fig. 11.* Coturnix, adult. Teil eines Faserbündels erster Ordnung. Um ein klares Bild zu erhalten, wurden nur die Kapillaren, nicht aber die Kerne eingetragen. Vergr. 180×. *Fig. 12.* Sturnus, adult: Teil eines Faserbündels erster Ordnung. Vergr. 180 · .

schon ein bis fünf, durchschnittlich etwa drei Kapillaren auf jede Faser. Die Versorgung des M. p. th. mit Kapillaren wird also auf den Zeitpunkt, an dem die jungen Staren das Nest verlassen, weitgehend fertiggestellt.

*Vergleich.* Aus dem Vergleich der Blutversorgung des M. p. th. bei Huhn, Wachtel und Star ergibt sich ein enger Zusammenhang zwischen der Leistungsfähigkeit des Muskels, resp. des Fasertypus und der Anzahl der Kapillaren. Der Muskel des Staren und bei der Wachtel die Fasern mit Säulchenfelderung sind viel reicher mit Kapillaren versorgt, als deren Fasern mit Fibrillenfelderung und der M. p. th. des Haushuhns. Beim aktiven Dauerleistungen vollbringenden Muskel der guten Flieger ist die Zahl der Kapillaren wesentlich höher.

### 5. *Faserform.*

Um eine gute und doch nicht allzu zeitraubende Methode zur Bestimmung des Faserkalibers wählen zu können, war es notwendig, Aufschluß über die Form und Länge isolierter Fasern zu gewinnen.

*Lindhard* findet in der Brustmuskulatur der Vögel ausgesprochen spindelförmige Muskelfasern. Die Dicke beträgt also an einigen Stellen bei ein und der-

selben Faser oft das Vielfache derjenigen an anderer Stelle. *Lindhard* und *Schimert*, der sich ersterem anschließt, ziehen daraus den Schluß, daß Querschnitte von Muskeln nicht geeignet seien, ein genaues Bild vom tatsächlichen Verhalten der Faserdicke zu geben. Da aber die Faserform bei verschiedenen Arten, ja sogar bei verschiedenen Muskeln eines Tieres variiert, ist es notwendig, die nach *Lindhard* allgemein für die Brustmuskulatur der Vögel geltende Feststellung an den eigenen Untersuchungsobjekten nachzuprüfen.

*Huhn.* An einigen Fasern, die in Salzsäure isoliert worden sind, wurde die Länge bestimmt. Einzelne Fasern messen bis zu 6 cm, Fasern von 4 cm Länge sind häufig. Die Fasern bilden langgestreckte Prismen. In günstigen Fällen konnte ein freies Faserende beobachtet werden, das spitz auslief. Die freien Faserendigungen scheinen allerdings nicht häufig zu sein. Bei einer 51 mm langen Faser konvergierte das eine Ende spindelförmig auf einer Strecke von 0,21 mm. Der weitaus größte Teil der Faser hat einen konstanten Durchmesser. Nur die äußersten Enden sind teilweise verjüngt. Gut geführte Längsschnitte bestätigen die am Zupfpräparat angestellten Beobachtungen. Die von *Lindhard* angeführte Fehlerquelle hat demnach beim Haushuhn für die Kaliberbestimmung auf Querschnitten praktisch keine Bedeutung.

Die Querschnitte der Fasern des adulten Huhns sind polygonal. Die Polygonecken sind mehr oder weniger, aber meist nur schwach abgerundet, die Polygonseiten meist auffällig geradlinig, nur ausnahmsweise etwas ausgebuchtet. Junge Postembryonalstadien zeigen bis etwa zum 5. Tg. pe. noch kreisrunde Faserquerschnitte. Bei zwei Exemplaren vom 7. und 8. Tg. pe. ist der Übergang zu polygonalem Querschnitt deutlich festzustellen. Es treten elliptische Formen und noch stark gerundete Faserquerschnitte auf, deren Seiten erst teilweise abgeflacht sind. Die „Ecken" sind noch durchwegs gerundet. Am 10. Tg. pe. ist die Abflachung der Polygonseiten weit fortgeschritten und am 20. Tg. pe. ist für einen großen Teil der Faserquerschnitte die adulte Polygon-Form erreicht. Nur vereinzelt treten noch stärker abgerundete Fasern auf.

*Star.* An isolierten Fasern sieht man schön, daß die freien Faserendigungen immer spindelförmig zugespitzt sind, die Fasern aber im übrigen auf der ganzen Länge den gleichen Durchmesser aufweisen. Freie Faserendigungen bilden beim Staren die Regel. An Zupfpräparaten beobachtet man, daß sie zwischen die andern Fasern spitz auslaufend eingeschoben sind. Manchmal liegen solche Faser-

enden in ganzen Reihen gestaffelt hintereinander. Die Beobachtung von *Schimert*, wonach zwei Faserenden jeweilen mit ihren Spitzen aufeinanderstoßen, kann ich nicht bestätigen.

An einer kleinen Zahl von isolierten Fasern mit beidseitig zugespitzten Enden wurde die Länge gemessen, teilweise auch der Anteil der beiden verjüngten Enden an der Gesamtlänge der Fasern bestimmt. Die kürzeste Faser mißt 6,9 mm, die längste 13,3 mm, die durchschnittliche Länge beträgt 9,9 mm. Diejenigen Teile des Muskels, deren Faserbündel sich diagonal über ca. 50 mm vom Ursprung zur Insertion hinziehen, müssen also aus Serien von mindestens fünf aufeinanderfolgenden, gestaffelten Fasern aufgebaut sein. Diese komplexe Zusammensetzung des M. p. th. des Staren aus relativ kurzen Fasern ist ein Zeichen seiner hohen Differenzierung. Die vorgenommene Fehlerberechnung hat gezeigt, daß in den Tabellen jeweils die kleinsten Kaliber als unsicher außer Betracht gelassen werden müssen, was umso leichter fällt, als es sich um vereinzelt auftretende Fälle handelt. Das typische Faserkaliber, auf dessen Ermittlung wir vor allem Wert legen, wird durch die Fehlerquelle nicht verschoben, da höchstens verjüngte Enden von weit überdurchschnittlich dicken Fasern mit den typischen Fasern verwechselt werden können. Solche wesentlich dickere Fasern aber kommen in so kleiner Zahl vor, daß sie die auf 300–1000 Messungen pro Altersstadium fußende Variationskurve nicht wahrnehmbar verschieben können.

*Mayeda*, sowie *Schwalbe* und *Mayeda* haben den Durchmesser an isolierten Fasern bestimmt, da auf Querschnitten die verjüngten Enden mitgemessen würden und dazu die Faserbündel oft schief getroffen seien und zu große Kaliber ergäben. *Mayeda* weist selber darauf hin, daß die Kaliberbestimmung an isolierten Fasern schwierig sei, da diese keinen kreisrunden Querschnitt haben und sicher meist mit dem größten Durchmesser aufliegen. Da viele der polygonalen Fasern einen Durchmesser haben, der oft doppelt so groß ist wie der kleinste Durchmesser, ergibt die Kaliberbestimmung an isolierten Fasern viel ungenauere Werte, als diejenige auf Querschnitten, und zwar nicht für Grenzfälle dünnster Fasern, sondern gerade für das wichtige typische Faserkaliber.

### *6. Faserkaliber.*

Faserkaliberbestimmungen wurden an den verschiedensten Objekten von vielen Autoren vorgenommen. Sie kommen alle zum Schluß, daß große Schwankungen der Faserdicke innerhalb eines Muskels, bei verschiedenen Muskeln eines Individuums, in entsprechenden Muskeln verschiedener Individuen usw. vorkommen. Es wurden die Zusammenhänge der absoluten Größe des Muskels, des Geschlechtes des Tiers, der Evolutionshöhe, der Domestikation, der roten und weißen Muskeln und besonders häufig der Funktion eines Muskels mit dem Faserkaliber untersucht.

Die eigenen Faserkaliberbestimmungen erfolgten einmal im Hinblick auf die zwei Fasertypen: vor allem aber, um Aufschluß zu gewinnen über den Modus des Dickenwachstums der Fasern während der Ontogenese, da die meisten bisherigen Untersuchungen sich ausschließlich mit dem Zustand beim adulten Tier befaßten.

Auf die umfassende Literatur über Faserkaliber gehen wir nur ein, soweit sie die Vögel betrifft. In Tabelle 9 sind die vorgefundenen Zahlenwerte zusammengestellt.

*Tabelle 9.*

**Faserkaliber in $\mu$ bei Vögeln nach Angaben in der Literatur.**

| Autor | Objekt | min. | max. | Durchschnitt |
|---|---|---|---|---|
| *Bowman* 1847 | Vögel | 16,6 | 71,4 | 30,9 |
| *Mayeda* 1890 | Distelfink M. p. th. | 11,4 | 30,4 | 19,0 |
| | Distelfink alle 13 Muskeln | 5,7 | 45,6 | 23,7 |
| *Schiefferdecker* | Huhn M. p. th. | 10,4 | 33,9 | 23,2 |
| 1913[1]) | Grünfink M. p. th. | 8,7 | 27,8 | 19,9 |
| | Sperling M. p. th. | 10,7 | 28,4 | 21,2 |
| *Beckendorff* 1933[2]) | Gallus g. domesticus | 12,0 | 100,0 | 40,3 |
| | Taube spec. | 25,0 | 36,0 | 30,5 |
| | Gans spec. | 20,0 | 110,0 | 57,5 |
| | Ente spec. | 15,0 | 40,0 | 30,0 |
| *Watzka* 1939 | Haushuhn frisch | | | 30–40 |
| | Haushuhn M. p. th. fix. | | | 21–24 |
| | Feldhuhn frisch | | | 45–50 |
| | Feldhuhn fixiert | | | 43–50 |
| *Nel* 1940[3]) | | S. F. | F. F. | |
| | Galerida cristata L. | 17,2 | 24,1 | 20,7 |
| | Passer domesticus L. | 14,9 | 22,6 | 18,8 |
| | Jynx torquilla L. | 19,0 | 24,0 | 21,5 |
| | Picus viridis L. | 23,7 | 26,6 | 25,2 |
| | Certhia familiaris L. | 15,6 | 22,7 | 19,2 |
| | Hirundo rustica L. | 16,0 | 20,5 | 18,3 |
| | Micropus apus L. | 17,0 | 20,6 | 18,8 |
| eigene Messungen | Huhn M. p. th. | 9,5 | 82,0 | 46,0 |
| | Wachtel M. p. th.[4]) | 5,5 | 62,0 | 16,0/32 |
| | Star M. p. th. | 6,0 | 33,5 | 18,0 |
| | Rabenkrähe M. p. th. | 11,5 | 39,0 | 27,0 |

[1]) *Schiefferdecker* gibt die Querschnittsfläche an. Zum Vergleich mit den andern Zahlen wurde daraus der Durchmesser berechnet unter der Annahme eines kreisrunden Querschnitts.

[2]) Durchschnittswerte von M. brachialis und M. biceps femoris.

[3]) Durchschnittswerte von 14 Unterschenkelmuskeln. Die Fasern mit Säulchenfelderung (Kolonne min.) wurde gesondert von den Fasern mit Fibrillenfelderung (Kolonne max.) gemessen.

[4]) Durchschnitt der kleinen und großen Fasern getrennt.

*Bowman* gibt in seiner Tabelle Faserkaliber der verschiedensten Tierklassen an. Die Vögel haben die dünnsten Fasern. *Mayeda* untersuchte Vertreter aller Wirbeltierklassen. Die Fische haben mit einem Durchschnitt von 89,1 die dicksten, die Vögel die dünnsten Fasern und die geringste Variationsbreite im Faserkaliber.

Trotzdem die Dicke der Muskelfasern bei den Vögeln einheitlicher ist als bei den andern Vertebraten, ist die Variation doch so groß, daß Mittelwerte nicht viel aussagen können über die wirklichen Kaliberverhältnisse. Um das Dickenwachstum der Fasern und die arttypischen Verschiedenheiten genauer zu erfassen, müssen die Faserkaliber in Kategorien gesondert ausgezählt werden. Da bei jungen Stadien mit kreisrundem Faserquerschnitt der Durchmesser, bei Stadien mit polygonalem Querschnitt dagegen die Fläche bestimmt wurde, mußten diese Polygonflächen auf den Durchmesser inhaltsgleicher Kreise reduziert werden, um ein übersichtlicheres Bild der Kaliberverhältnisse zu erhalten. Besonders wichtig ist einerseits das typische Faserkaliber, d. h. diejenige Faserkategorie eines Stadiums, die am häufigsten auftritt, andererseits die größten Kaliber, da diese beiden Werte ein Bild der Wachstumsvorgänge geben. Den kleinsten Werten kann keine große Bedeutung zugemessen werden, da sie unsicher sind, wie im vorhergehenden Kapitel gezeigt wurde.

Für die Erstellung der statistischen Tabellen der Faserkaliber wurden kleine Intervalle von nur einem halben $\mu$ gewählt. Für die Publikation mußten die allzu umfangreichen Tabellen reduziert werden. Es sind die wichtigsten Stadien ausgewählt worden. Außerdem wurden bei den älteren Stadien mit großer Variationsbreite des Faserkalibers die Intervalle auf 1 $\mu$ resp. 2 $\mu$ erhöht.

Manche Autoren haben bei Faserkaliberbestimmungen mit viel kleineren Zahlen gearbeitet, als das in der vorliegenden Untersuchung der Fall ist. Da die Muskelfasern der Vögel ein besonders kleines Kaliber aufweisen und es uns darum ging, feinere Unterschiede zwischen Huhn und Star zu erfassen und außerdem ein möglichst genaues Bild des Kaliberwachstums zu erhalten, konnte nur eine große Zahl von Messungen den gestellten Anforderungen genügen.

*Huhn.* In den Tabellen 10 und 11 sind die ermittelten Faserkaliberwerte zusammengestellt. Gemessen wurden Stadien vom Schlüpftag, 7. Tg. pe., 10. Tg. pe., 20. Tg. pe., 30. Tg. pe., 31. Tg. pe., 68. Tg. pe., ca. 100. Tg. pe., und zwei adulte Tiere.

Bei den jüngsten untersuchten Stadien vom Schlüpftag weisen die typischen Fasern einen Durchmesser von 2 $\mu$ auf, beim adulten Huhn dagegen ca. 46 $\mu$. Das Dickenwachstum der Muskelfasern geht langsam vor sich. Am Ende des dritten Monats ist es noch nicht abgeschlossen. G. 47, ca. 100. Tg. pe., hat erst ein typisches Faserkaliber von 36 $\mu$, während die Adultnorm ca. 46 $\mu$ beträgt.

Die Variationskurve weist bei den adulten Stadien keinen scharf zu fassenden Gipfel auf, der ein bestimmtes Faserkaliber als das Typische mit Sicherheit aus den benachbarten Kategorien herausheben würde. Es hängt vom Zufall ab, ob beim Messen die eine oder die andere der mittleren Kalibergruppen in etwas größerer Zahl

*Tabelle 10.*

**Faserkaliber in $\mu$ des M. p. th. der jungen Stadien von Huhn, Wachtel und Star.**

| | Gallus | | | | | | | | Coturnix | | | | Sturnus | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| No. | 77 | | 14 | | 17[4]) | | 91 | | 22 | | 1 | | 19 | | 80 | | 54 | | 61 | | 87,205 | |
| Alter | Schl. Tg. | | 7. Tg. pe. | | 10. Tg. pe. | | 30. Tg. pe. | | Schl. Tg. | | 4. Tg. pe. | | 14. Tg. pe. | | 2. Tg. pe. | | 5. Tg. pe. | | 8. Tg. pe. | | 10. Tg. pe. | |
| [3]) | 502 | | 767 | | 642 | | 806 | | 521 | | 1615 | | 1052 | | 54 | | 611 | | 305 | | 1333 | |
| Kaliber | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) |
| 0,5 | | | | | | | | | 14 | 2,7 | 70 | 4,3 | | | 8 | 15 | | | | | | |
| 1 | 12 | 2,4 | | | 6 | 1,0 | | | 252 | 48,5 | 351 | 21,7 | | | 34 | 63 | 138 | 22,3 | | | | |
| 1,5 | 34 | 6,8 | | | 23 | 3,6 | | | 119 | 22,9 | 364 | 22,5 | 4 | 0,4 | 5 | 9 | 170 | 27,8 | | | | |
| 2 | 152 | 30,4 | 1 | 0,1 | 107 | 16,7 | 7 | 0,9 | 49 | 9,4 | 293 | 18,2 | 59 | 5,6 | 6 | 11 | 229 | 37,4 | | | | |
| 2,5 | 93 | 18,6 | 4 | 0,5 | 78 | 12,2 | | | 28 | 5,4 | 85 | 5,3 | 95 | 9,1 | 1 | 2 | 42 | 6,9 | | | 1 | 0,1 |
| 3 | 122 | 24,4 | 107 | 13,9 | 166 | 25,9 | 32 | 3,9 | 37 | 7,1 | 124 | 7,7 | 232 | 22,1 | | | 30 | 4,9 | | | 9 | 0,7 |
| 3,5 | 32 | 6,4 | 70 | 9,1 | 81 | 12,7 | 58 | 7,2 | 12 | 2,3 | 54 | 3,3 | 114 | 10,8 | | | 2 | 0,3 | | | 18 | 1,4 |
| 4 | 44 | 8,8 | 273 | 35,6 | 123 | 19,2 | 131 | 16,3 | 7 | 1,3 | 100 | 6,2 | 153 | 14,6 | | | | | 2 | 0,7 | 42 | 3,1 |
| 4,5 | 5 | 1,0 | 83 | 10,8 | 24 | 3,7 | 75 | 9,3 | 3 | 0,6 | 26 | 1,6 | 50 | 4,8 | | | | | 5 | 1,6 | 68 | 5,1 |
| 5 | 5 | 1,0 | 159 | 20,8 | 31 | 4,8 | 210 | 26,1 | | | 57 | 3,5 | 63 | 6 | | | | | 16 | 5,2 | 124 | 9,3 |
| 5,5 | 2 | 0,4 | 29 | 3,7 | 3 | 4,7 | 128 | 15,8 | | | 21 | 1,3 | 20 | 1,9 | | | | | 17 | 5,6 | 188 | 14,1 |
| 6 | 1 | 0,2 | 34 | 4,4 | | | 61 | 7,5 | | | 13 | 0,8 | 16 | 1,5 | | | | | 43 | 14,1 | 215 | 16,1 |
| 6,5 | | | 6 | 0,8 | | | 41 | 5,1 | | | 4 | 0,2 | 7 | 0,7 | | | | | 36 | 11,8 | 154 | 11,5 |
| 7 | | | 1 | 0,1 | | | 46 | 5,7 | | | 9 | 0,6 | 14 | 1,3 | | | | | 57 | 18,7 | 174 | 13,0 |
| 7,5 | | | | | | | 3 | 0,4 | | | 6 | 0,4 | 1 | 0,1 | | | | | 47 | 15,4 | 98 | 7,4 |
| 8 | | | | | | | 7 | 0,9 | | | 7 | 0,4 | 5 | 0,5 | | | | | 37 | 12,1 | 99 | 7,4 |

| | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 8,5 | 4 | 0,5 | 3 | 0,2 | 2 | 0,2 | 23 | 7,5 | 61 | 4,6 |
| 9 | 3 | 0,4 | 11 | 0,7 | 8 | 0,8 | 16 | 5,2 | 43 | 3,2 |
| 9,5 | | | 2 | 0,1 | 6 | 0,6 | 4 | 1,3 | 16 | 1,2 |
| 10 | | | 6 | 0,4 | 9 | 0,9 | 2 | 0,7 | 11 | 0,8 |
| 10,5 | | | 5 | 0,3 | 16 | 1,5 | | | 6 | 0,5 |
| 11 | | | 1 | 0,1 | 26 | 2,5 | | | 3 | 0,2 |
| 11,5 | | | 1 | 0,1 | 12 | 1,1 | | | 2 | 0,2 |
| 12 | | | 2 | 0,1 | 16 | 1,5 | | | | |
| 12,5 | | | | | 28 | 2,7 | | | | |
| 13 | | | | | 27 | 2,6 | | | 1 | 0,1 |
| 13,5 | | | | | 30 | 2,9 | | | | |
| 14 | | | | | 14 | 1,3 | | | | |
| 14,5 | | | | | 8 | 0,8 | | | | |
| 15 | | | | | 8 | 0,8 | | | | |
| 15,5 | | | | | 6 | 0,6 | | | | |
| 16 | | | | | 3 | 0,3 | | | | |

[1]) Anzahl der gemessenen Fasern einer Kategorie.
[2]) Prozentualer Anteil der Kategorie an der Gesamtzahl der gemessenen Fasern eines Stadiums.
[3]) Gesamtzahl der gemessenen Fasern eines Stadiums.
[4]) Krankes, schwächliches Exemplar.

*Tabelle 11.*

Faserkaliber in $\mu$ des M. p. th. älterer Stadien von Huhn und Wachtel.

| | Gallus | | | | | | | | | | | | Coturnix | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| No. | 42 | | 93 | | 31[4]) | | 47 | | 48[4]) | | 94 | | 2 | | 8[4]) | | 9 | |
| Alter | 20. Tg. pe. | | 31. Tg. pe. | | 68. Tg. pe. | | 100. Tg. pe. | | adult | | adult | | 100. Tg. pe. | | adult | | adult | |
| [3]) | 1034 | | 499 | | 805 | | 176 | | 302 | | 317 | | 445 | | 544 | | 1042 | |
| Kaliber | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) |
| 6 | 44 | 4,3 | 36 | 7,2 | 61 | 7,6 | | | | | | | 3 | 0,6 | 90 | 16,5 | 1 | 0,1 |
| 8 | 89 | 8,8 | 35 | 7,0 | 69 | 8,6 | 1 | 0,6 | | | | | 14 | 3,1 | 154 | 28,3 | 15 | 1,4 |
| 10 | 190 | 18,4 | 54 | 10,8 | 104 | 13,0 | 1 | 0,6 | 2 | 0,6 | | | 30 | 6,7 | 73 | 13,3 | 18 | 1,7 |
| 12 | 226 | 21,8 | 87 | 17,4 | 116 | 14,5 | 1 | 0,6 | 3 | 1,0 | | | 37 | 8,4 | 12 | 2,1 | 49 | 4,7 |
| 14 | 249 | 24,1 | 88 | 17,6 | 134 | 16,7 | 1 | 0,6 | 1 | 0,3 | 1 | 0,3 | 80 | 18,1 | 16 | 2,9 | 114 | 10,9 |
| 16 | 128 | 12,4 | 73 | 14,6 | 109 | 13,5 | 1 | 0,6 | 2 | 0,6 | | | 102 | 23,0 | 13 | 2,2 | 249 | 23,9 |
| 18 | 66 | 6,4 | 88 | 17,6 | 91 | 11,3 | 5 | 2,9 | 10 | 3,3 | 4 | 1,2 | 87 | 19,5 | 33 | 5,9 | 232 | 22,3 |
| 20 | 23 | 2,3 | 26 | 5,2 | 53 | 6,5 | 4 | 2,2 | 16 | 5,3 | 6 | 1,9 | 41 | 9,2 | 38 | 7,0 | 180 | 17,3 |
| 22 | 13 | 1,3 | 6 | 1,2 | 37 | 4,7 | 4 | 2,2 | 18 | 6,0 | 2 | 0,6 | 5 | 1,2 | 43 | 7,8 | 42 | 4,0 |
| 24 | 5 | 0,5 | 6 | 1,2 | 24 | 3,0 | 7 | 4,0 | 24 | 8,0 | 7 | 2,2 | 1 | 0,2 | 43 | 7,8 | 20 | 1,9 |
| 26 | 4 | 0,4 | | | 3 | 0,3 | 8 | 4,5 | 34 | 11,3 | 8 | 2,5 | 1 | 0,2 | 14 | 2,6 | 8 | 0,8 |
| 28 | 1 | 0,1 | | | 3 | 0,3 | 4 | 2,2 | 25 | 8,3 | 6 | 1,9 | 1 | 0,2 | 5 | 0,9 | 11 | 1,1 |
| 30 | | | | | 1 | 0,1 | 13 | 7,4 | 25 | 8,4 | 2 | 0,6 | 2 | 0,5 | | | 19 | 1,8 |
| 32 | | | | | | | 7 | 4,0 | 29 | 9,7 | 7 | 2,2 | 5 | 1,2 | | | 24 | 2,3 |
| 34 | | | | | | | 8 | 4,5 | 36 | 11,9 | 14 | 4,4 | 1 | 0,2 | | | 19 | 1,8 |
| 36 | | | | | | | 16 | 3,1 | 26 | 8,7 | 20 | 6,4 | 5 | 1,1 | | | 11 | 1,1 |

| | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 38 | 13 | 7,4 | 21 | 7,0 | 15 | 4,8 | 3 | 0,7 | 9 | 0,9 |
| 40 | 15 | 8,5 | 12 | 3,9 | 19 | 6,0 | 3 | 0,7 | 10 | 1 |
| 42 | 15 | 8,5 | 7 | 2,3 | 27 | 8,5 | 4 | 0,9 | 1 | 0,1 |
| 44 | 7 | 4,0 | 6 | 2,0 | 33 | 10,4 | 4 | 0,9 | 5 | 0,5 |
| 46 | 10 | 5,7 | 2 | 0,6 | 26 | 8,2 | 3 | 0,7 | 1 | 0,1 |
| 48 | 5 | 2,9 | | | 33 | 10,3 | | | 2 | 0,2 |
| 50 | 5 | 2,9 | 2 | 0,6 | 41 | 12,8 | | | | |
| 52 | 4 | 2,2 | | | 21 | 6,6 | | | 1 | 0,1 |
| 54 | 4 | 2,2 | | | 14 | 4,5 | | | | |
| 56 | 2 | 1,1 | 1 | 0,3 | 6 | 1,8 | | | | |
| 58 | 5 | 2,9 | | | 3 | 0,9 | | | | |
| 60 | 3 | 1,8 | | | 1 | 0,3 | | | | |
| 62 | | | | | 1 | 0,3 | | | 1 | 0,1 |

[1]) Anzahl der gemessenen Fasern einer Kategorie.
[2]) Prozentualer Anteil der Kategorie an der Gesamtzahl der gemessenen Fasern eines Stadiums.
[3]) Gesamtzahl der gemessenen Fasern eines Stadiums.
[4]) Krankes, schwächliches Exemplar.

gewählt und dadurch nun zur Kalibergruppe mit dem größten prozentualen Anteil wurde. Bei den älteren Stadien müssen die ganzen Variationskurven miteinander verglichen werden. Die einigermaßen gesicherten dünnsten Fasern dürfen beim adulten Huhn mit 18 $\mu$ angenommen werden, während das mehrmals auftretende größte Kaliber 62 $\mu$ beträgt. Drei ganz vereinzelt stehende Fasern zeigen einen Durchmesser von 68, 75 und 82 $\mu$. Die Variationsbreite des Faserkalibers umfaßt einen Bereich von rund 44 $\mu$. In allen Stadien erkennen wir fließende Übergänge von den dünnen zu den dicken Fasern. Einzig die dicksten Fasern machen eine Ausnahme von der Regel. Die Kategorien der Faserkaliber ergeben eine durchaus normale, ziemlich flache Variationskurve. Es gibt keine klein- und großkalibrigen Fasertypen, die sich deutlich abgrenzen ließen. Die im Abschnitt über den Fasertypus erwähnten Fasern mit Säulchenfelderung treten in sehr geringer Zahl auf und fallen nicht aus der Variationsbreite der Fasern mit Fibrillenfelderung heraus.

*Wachtel.* Die Tabellen 10 und 11 enthalten die Werte der Faserkaliber, die am M. p. th. von sechs Wachteln vom Schlüpftag, 4. Tg. pe., 14. Tg. pe., 100. Tg. pe. und adult (mageres und normales Exemplar) ermittelt wurden. Das adulte Tier No. 8 kann als weiterer besonders eindrücklicher Beleg dafür dienen, daß bei mageren Individuen das Faserkaliber stark herabgesetzt ist.

Im gesamten sind die Faserkaliber der Wachtel kleiner als diejenigen des Huhns. *Das absolut kleinere Tier weist die dünnern Fasern auf.* Damit hängt die Form der Variationskurve zusammen. Die Variationsbreite ist geringer und damit die Variationskurve steiler, der Gipfel der typischen Fasergröße deutlicher ausgeprägt, als beim Huhn.

Wie schon im Abschnitt über den Fasertypus erwähnt worden ist, finden wir bei der Wachtel zwei durch ihr Kaliber deutlich voneinander unterscheidbare Fasertypen. Die Variationskurven der Wachteln vom 14. und 100. Tg. pe. und des adulten Tieres zeigen deshalb zwei Gipfel typischer Kaliber, von denen der zweite den großen Fasern entspricht. Schon am 4. Tg. pe. fallen diese „großen" Fasern auf. Man findet sie vereinzelt am Rande der Faserbündel erster Ordnung. Es sind die Fasern mit einem Durchmesser von 5 $\mu$ und mehr. Sie treten in Tabelle 10 nicht auf den ersten Blick in Erscheinung, weil das typische Kaliber der großen Fasern bei dieser viertägigen Wachtel noch so klein ist, daß es von den größten unter den kleinkalibrigen Fasern erreicht werden kann.

*Star.* Die Tabellen 10 und 12 enthalten die Werte der Faserkaliberbestimmungen am M. p. th. des Staren. Die Fasern wurden gemessen an Individuen vom 2., 5., 8., 10., 15., 19., 25., 36. und 51. Tg. pe. und adulten Tieren.

*Tabelle 12.*

Faserkaliber in $\mu$ des M. p. th. der Staren vom 15. Tg. pe. bis zu adulten Tieren.

| | 220 | | 95[4]) | | 96, 230, 233 | | 101, 119 | | 164 | | 275[5]) | | 165[4]) | | 288, 289 | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 15. Tg. pe. | | 19. Tg. pe. | | 19. Tg. pe. | | 25. Tg. pe. | | 36. Tg. pe. | | 51. Tg. pe. | | adult | | adult | |
| | 568 | | 423 | | 1186 | | 695 | | 565 | | 841 | | 482 | | 1565 | |
| | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) |
| | | | 2 | 0,5 | 2 | 0,2 | 1 | 0,1 | 1 | 0,2 | | | 2 | 0,4 | | |
| | 5 | 0,9 | 17 | 4,0 | 13 | 1,1 | 1 | 0,1 | 2 | 0,4 | | | 4 | 0,8 | | |
| | 4 | 0,8 | 28 | 6,6 | 46 | 3,9 | 13 | 1,9 | 3 | 0,6 | | | 7 | 1,4 | 3 | 0,2 |
| | 23 | 4,1 | 64 | 15,1 | 90 | 7,6 | 14 | 2,1 | 6 | 1,1 | 1 | 0,1 | 13 | 2,7 | 4 | 0,3 |
| | 53 | 9,0 | 71 | 17,8 | 128 | 10,8 | 24 | 3,5 | 13 | 2,3 | 2 | 0,2 | 28 | 5,8 | 6 | 0,4 |
| | 87 | 15,3 | 38 | 8,9 | 157 | 13,1 | 39 | 5,7 | 8 | 1,4 | 4 | 0,4 | 42 | 8,7 | 17 | 1,1 |
| | 119 | 21,0 | 19 | 4,5 | 200 | 16,8 | 49 | 7,1 | 14 | 2,5 | | | 59 | 12,2 | 18 | 1,2 |
| | 112 | 19,7 | 49 | 11,8 | 161 | 13,6 | 77 | 11,1 | 19 | 3,4 | 4 | 0,4 | 59 | 12,2 | 31 | 1,9 |
| | 88 | 15,5 | 25 | 5,9 | 135 | 11,3 | 70 | 10,0 | 17 | 3,0 | 6 | 0,7 | 63 | 13,1 | 39 | 2,5 |
| | 47 | 8,3 | 44 | 10,4 | 119 | 9,9 | 87 | 12,5 | 22 | 3,9 | 10 | 1,2 | 54 | 11,2 | 50 | 3,2 |
| | 19 | 3,4 | 28 | 6,6 | 74 | 6,2 | 102 | 14,6 | 48 | 8,5 | 23 | 2,8 | 46 | 9,6 | 113 | 7,0 |
| | 9 | 1,6 | 19 | 4,5 | 25 | 2,1 | 55 | 7,9 | 43 | 7,6 | 14 | 1,6 | 36 | 7,5 | 100 | 6,4 |
| | 2 | 0,4 | 10 | 2,4 | 35 | 2,9 | 53 | 7,6 | 52 | 9,2 | 44 | 5,2 | 21 | 4,4 | 145 | 9,2 |
| | | | 5 | 1,2 | 12 | 1,0 | 32 | 4,7 | 68 | 12,1 | 76 | 9,0 | 14 | 2,9 | 162 | 10,3 |
| | | | 2 | 0,5 | 4 | 0,4 | 30 | 4,4 | 62 | 11,0 | 136 | 16,1 | 8 | 1,7 | 220 | 14,0 |
| | | | 2 | 0,5 | 3 | 0,3 | 11 | 1,6 | 60 | 10,6 | 176 | 21,3 | 10 | 2,0 | 178 | 11,3 |
| | | | | | | | 7 | 1,0 | 35 | 6,2 | 139 | 16,5 | 5 | 1,0 | 161 | 10,3 |
| | | | | | 1 | 0,1 | 8 | 1,2 | 23 | 4,1 | 117 | 13,9 | 3 | 0,6 | 109 | 7,0 |
| | | | | | | | 10 | 1,4 | 20 | 3,5 | 58 | 6,9 | 2 | 0,4 | 80 | 5,1 |
| | | | | | | | 2 | 0,2 | 18 | 3,2 | 19 | 2,3 | 1 | 0,2 | 42 | 2,7 |
| | | | | | | | 5 | 0,7 | 11 | 2,0 | 6 | 0,8 | 1 | 0,2 | 33 | 2,1 |
| | | | | | | | | | 7 | 1,2 | 3 | 0,4 | | | 14 | 0,9 |
| | | | | | | | 3 | 0,4 | 5 | 0,9 | | | 2 | 0,4 | 11 | 0,7 |
| | | | | | | | 1 | 0,1 | 1 | 0,2 | 2 | 0,2 | | | 10 | 0,7 |
| | | | | | | | 1 | 0,1 | 3 | 0,5 | 1 | 0,1 | 1 | 0,2 | | |

[1]) Anzahl der gemessenen Fasern einer Kategorie.
[2]) Prozentualer Anteil der Kategorie an der Gesamtzahl der gemessenen Fasern eines Stadiums.
[3]) Gesamtzahl der gemessenen Fasern eines Stadiums.
[4]) Krankes, schwächliches Exemplar.
[5]) Besonders gut genährtes Exemplar.

Das Faserkaliber steigt in den ersten sechs Tagen sehr langsam an, um dann etwa vom 7. Tg. pe. an rascher zuzunehmen. Dieser Übergang zu rascherem Faserwachstum vom 7. Tg. pe. hängt möglicherweise damit zusammen, daß die Nesthocker während der ersten Woche mit verschlossenen Augen meistens schlafend im Nest liegen und nur beim Sperren sich erheben und die Flügel spreizen. In der zweiten Woche werden die Tiere viel aktiver, und bewegen ihre Flügel häufiger. Gegen Anfang der dritten Woche führen sie beim Futterbetteln mit den Flügeln zitternde Bewegungen aus. Diese Aktivierung des M. p. th. steht wahrscheinlich in funktionalem Zusammenhang mit dem rascheren Kaliberwachstum nach dem 7. Tg. pe. Bis zum 19. Tg. pe. erreicht der typische Faserdurchmesser 10 $\mu$. Nun verlassen die jungen Staren das Nest. Sie gebrauchen den M. p. th. viel intensiver als bisher, da er nun seine eigentliche Funktion als Flugmuskel ausübt. Diese erhöhte Tätigkeit steht in klarem funktionalem Zusammenhang mit dem nach dem 19. Tg. pe. eintretenden rascheren Dickenwachstum der Fasern.

Am 36. Tg. pe. ist mit 17 $\mu$ die Adultnorm von 18 $\mu$ nahezu erreicht. No. 275 vom 51. Tg. pe. überschreitet als besonders gut genährtes Exemplar mit 19 $\mu$ die Adultnorm.

Die Streuung umfaßt bei den beiden adulten Tieren (288 und 289) den Bereich von 6 $\mu$ bis 27 $\mu$, also 21 $\mu$. Wenn wir den äußersten vereinzelten Wert dazu nehmen (33,5 $\mu$) ergibt sich eine Variationsbreite von 27,5 $\mu$. Innerhalb dieser Variationsgrenzen bestehen fließende Übergänge. Es gibt im M. p. th. des Staren keine besonderen Fasertypen, die durch ein spezifisches Kaliber gekennzeichnet wären. Hingegen sind die distal im Muskel gelegenen Fasern etwas dicker als die proximalen Fasern.

*Vergleich der Faserkaliber des M. p. th. bei Huhn, Wachtel und Star.*

Das Kaliber der Fasern des M. p. th. zeigt bei Haushuhn, Wachtel und Star charakteristische Unterschiede im Wachstum und im Adultzustand.

Beim Haushuhn (Fibrillenfelderung) erreichen die Fasern ein typisches Kaliber von 46 $\mu$, während die Fasern des Staren (Säulchenfelderung) ein beträchtlich kleineres typisches Kaliber von 18 $\mu$ aufweisen. Interessant sind die Verhältnisse bei der Wachtel. Die Fasern mit Fibrillenfelderung bleiben mit einem typischen Kaliber von ca. 32 $\mu$ hinter den entsprechenden Fasern des Huhns zurück, während

die Fasern mit Säulchenfelderung mit ihrem typischen Kaliber von 16 $\mu$ sich dem Wert von 18 $\mu$ der entsprechenden Fasern beim Staren nähern.

Man kann die Tatsache, daß die Fasern mit Fibrillenfelderung bei der Wachtel ein typisches Kaliber von ca. 32 $\mu$ erreichen, beim Huhn dagegen 46 $\mu$ als Hinweis dafür annehmen, daß ein Zusammenhang zwischen der absoluten Größe eines Tieres und dem Kaliber seiner Muskelfasern besteht.

Die Unterschiede in der Variationsbreite sind nicht belanglos. Beim adulten Huhn variiert das Faserkaliber in einem Bereich von ca. 44 $\mu$, beim Staren von nur ca. 21 $\mu$. Das kleinere typische Faserkaliber beim Staren bringt von vorneherein eine geringere Variationsmöglichkeit mit sich. Der einheitlichere Bau des Muskels erhöht seine Leistungsfähigkeit.

Es scheint ein enger Zusammenhang zwischen der Funktion eines Muskels und seinem Faserkaliber zu bestehen. Der aktivere Muskel hat dünnere Fasern als der weniger beanspruchte. Es leuchtet ein, daß der aus vielen kleinern Elementen zusammengesetzte Muskel sich rascher und stärker kontrahieren kann, als der aus wenigen großen Fasern aufgebaute, weil beim kleinfaserigen Muskel das von einer Nervenendplatte versorgte Faservolumen geringer ist als bei großfaserigen Muskeln.

*Daß der Ernährungszustand eines Tieres das Faserkaliber stark beeinflußt, wurde bei allen drei Arten nachgewiesen. Bei ungenügender Ernährung wird das Faserkaliber wesentlich herabgesetzt.*

Es lohnt sich, nicht nur das Faserkaliber der adulten Tiere zu ermitteln und zu vergleichen, sondern auch dessen Entwicklung in der Ontogenese statistisch zu erfassen. Das Dickenwachstum der Fasern des M. p. th. läuft bei Huhn, Wachtel und Star sehr verschieden ab. *Beim Staren wird das typische Kaliber rasch aufgebaut.* Am 36. Tg. pe., also ca. zwei Wochen nach dem Verlassen des Nestes, liegt die Faserdicke nur noch um 1 $\mu$ unter der Adultnorm. *Charakteristisch ist nicht nur das rasche Dickenwachstum, sondern auch die Tatsache, daß die Wachstumsgeschwindigkeit mehrmals wechselt.* Wir haben einen Fall von diskontinuierlichem Wachstum vor uns, wie es von *Teissier* beschrieben wurde.

*Beim Haushuhn erfolgt das Dickenwachstum der Fasern langsam und gleichmäßig.* Am 31. Tg. pe. erreicht es mit dem typischen Kaliber von 17,5 $\mu$ noch nicht einmal die Hälfte der Adultnorm von 46 $\mu$, während der leicht abgemagerte Star No. 164 vom 36. Tg. pe. dem

typischen Faserkaliber der adulten Tiere schon sehr nahe kommt. Am 100. Tg. pe. ist beim Huhn das typische Faserkaliber immer noch nicht auf der Höhe der adulten Tiere angelangt. Das Dickenwachstum der Fasern wird erst sehr spät abgeschlossen.

Leider fehlen bei der Wachtel die Stadien zwischen dem 14. und dem 100. Tg. pe. Immerhin zeigt es sich, daß am 14. Tg. pe. sowohl die dicken, als vor allem die dünnen Fasern bei weitem noch nicht die Hälfte der Adultnorm erreicht haben, während der Star vom 15. Tg. pe. diese Hälfte bereits überschritten hat. *Das Kaliberwachstum erfolgt bei der Wachtel* – soweit sich Schlüsse aus dem wenigen Material ziehen lassen – *durchaus gruppentypisch langsam und gleichmäßig.*

### *V. Experimentelle Beeinflussung des Faserkalibers.*

Die statistische Erfassung des Wachstums des Faserkalibers beim Staren in der Ontogenese hat es wahrscheinlich gemacht, daß ein Zusammenhang besteht zwischen der funktionellen Beanspruchung des M. p. th. und dem Dickenwachstum seiner Fasern. Es darf angenommen werden, daß der Wachstumsrythmus, das typische Faserkaliber der adulten Tiere und die Variationsbreite erblich festgelegt sind. Aus der neueren genetischen Forschung wissen wir aber, daß die durch die Gene determinierten Merkmale in einem gewissen Ausmaß durch Umweltseinflüsse verändert werden können. Es war nun interessant, festzustellen, in welchem Maß das Kaliberwachstum gehemmt wird, wenn die Flügel der Tiere immobilisiert werden.

An 12 Staren wurden während verschieden langer Zeitperioden die Flügel an jeder größeren Bewegung gehindert und damit die Brustmuskulatur weitgehend immobilisiert. Zu diesem Zwecke sind die Staren in baumwollene Zwangsjacken eingeschnürt worden. Von Zeit zu Zeit wurde die Verschnürung dem Wachstum angepaßt.

Die Ergebnisse der Faserkaliberbestimmungen an diesen Staren mit immobilisierten Flügeln sind in Tabelle 13 zusammengestellt. Bei der Beurteilung der Versuchsergebnisse muß die folgende Beobachtung berücksichtigt werden. Die Staren mit immobilisierten Flügeln wurden anfänglich zusammen mit normalen Kontrolltieren aufgezogen. Da zeigte es sich, daß dieVersuchstiere von den normalen Artgenossen oft vom Futter verdrängt wurden. Es mag dabei die durch die Zwangsjacken bedingte Behinderung in der Bewegungsfreiheit, wahrscheinlich auch der außergewöhnliche Anblick dieser

Versuchstiere eine Rolle gespielt haben. Die Versuchstiere wurden in der Sozialgruppe aller Staren zwangsmäßig in eine niedrigere Rangstufe versetzt. Später wurden darum die Versuchstiere einzeln aufgezogen, so daß eine ausreichende Futteraufnahme gesichert war.

*Tabelle 13.*

Faserkaliber in $\mu$ des M. p. th. der Staren mit immobilisierten Flügeln.

| o. | 267[4]) | | 302[4]) | | 303[4]) | | 287 | | 282[4]) | | 272 | | 286[4]) | | 271[4]) | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| lter | 8. Tg. pe. | | 20. Tg. pe. | | 24. Tg. pe. | | 34. Tg. pe. | | 35. Tg. pe. | | 36. Tg. pe. | | 37. Tg. pe. | | 46. Tg. pe. | |
| | 463 | | 500 | | 698 | | 745 | | 517 | | 821 | | 477 | | 980 | |
| aliber | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) | [1]) | [2]) |
| 2 | 44 | 9,5 | | | | | | | | | | | | | | |
| 3 | 256 | 55,2 | 3 | 0,6 | | | | | | | | | | | 1 | 0,1 |
| 4 | 147 | 31,7 | 103 | 20,6 | | | | | 1 | 0,2 | 1 | 0,1 | 1 | 0,2 | 21 | 2,1 |
| 5 | 11 | 2,4 | 260 | 52,0 | 10 | 1,4 | 1 | 0,1 | 4 | 0,8 | 6 | 0,7 | 2 | 0,4 | 58 | 5,9 |
| 6 | 2 | 0,4 | 118 | 23,6 | 26 | 3,7 | 1 | 0,1 | 10 | 2,0 | 9 | 1,1 | 10 | 2,1 | 114 | 11,6 |
| 7 | | | 16 | 3,2 | 53 | 7,6 | 11 | 1,5 | 18 | 3,5 | 12 | 1,5 | 36 | 7,6 | 198 | 20,2 |
| 8 | | | | | 89 | 12,7 | 17 | 2,2 | 33 | 6,4 | 24 | 2,9 | 61 | 12,8 | 241 | 24,6 |
| 9 | | | | | 155 | 22,2 | 23 | 3,0 | 74 | 14,3 | 31 | 3,8 | 90 | 18,9 | 165 | 16,9 |
| 9 | | | | | 161 | 23,1 | 35 | 4,8 | 98 | 18,9 | 44 | 5,4 | 80 | 16,8 | 93 | 9,5 |
| | | | | | 112 | 16,1 | 45 | 6,0 | 88 | 17,0 | 33 | 5,2 | 88 | 18,5 | 37 | 3,8 |
| 2 | | | | | 61 | 8,8 | 50 | 6,7 | 64 | 12,4 | 79 | 9,7 | 69 | 14,5 | 29 | 2,9 |
| 3 | | | | | 22 | 3,1 | 96 | 13,0 | 47 | 9,1 | 105 | 12,9 | 31 | 6,5 | 14 | 1,4 |
| 4 | | | | | 6 | 0,8 | 107 | 14,3 | 46 | 9,0 | 85 | 10,3 | 5 | 1,0 | 2 | 0,2 |
| 5 | | | | | 2 | 0,3 | 98 | 13,2 | 13 | 2,5 | 112 | 13,6 | 2 | 0,4 | 2 | 0,2 |
| 6 | | | | | 1 | 0,1 | | | 17 | 3,3 | 103 | 12,5 | | | 2 | 0,2 |
| 7 | | | | | | | | | 3 | 0,6 | 68 | 8,3 | 2 | 0,4 | 3 | 0,3 |
| 8 | | | | | | | | | 1 | 0,2 | 44 | 5,3 | | | | |
| 9 | | | | | | | | | | | 13 | 1,6 | | | | |
| 9 | | | | | | | | | | | 20 | 2,5 | | | | |
| | | | | | | | | | | | 4 | 0,5 | | | | |
| | | | | | | | | | | | 11 | 1,4 | | | | |
| | | | | | | | | | | | 3 | 0,3 | | | | |
| | | | | | | | | | | | 1 | 0,1 | | | | |
| | | | | | | | | | | | 1 | 0,1 | | | | |
| | | | | | | | | | | | 1 | 0,1 | | | | |
| | | | | | | | | | | | 1 | 0,1 | | | | |

[1]) Anzahl der gemessenen Fasern einer Kategorie.
[2]) Prozentualer Anteil der Kategorie an der Gesamtzahl der gemessenen Fasern eines Stadiums.
[3]) Gesamtzahl der gemessenen Fasern eines Stadiums.
[4]) Krankes, schwächliches Exemplar.

Die Arbeitshypothese, die den Versuchen zugrunde lag, daß nämlich die Brustmuskulatur insgesamt und das speziell untersuchte Faserkaliber des M. p. th. bei eingeschränkter Tätigkeit des Muskels abnehmen würden, darf durch die Versuche als richtig erwiesen gelten. Mit Ausnahme der Exemplare 284 und 285 zeigen alle andern Individuen, deren Flügel immobilisiert waren, ein geringeres typisches Faserkaliber, als die normalen Vergleichstiere. Die größten ermittelten Kaliber liegen z. T. bei den Kontrolltieren wesentlich höher als bei den Versuchstieren.

Nun sind gerade die beiden Exemplare 284 und 285 sehr gut ernährte Tiere mit auffallend stark ausgebildeter Brustmuskulatur. Wir werden also zum Schluß geführt, daß zwar wenig benützte Brustmuskulatur zu atrophieren beginnt, daß aber der Ernährungszustand des Tieres auf die Ausbildung der Brustmuskulatur einen wesentlich stärkeren Einfluß ausübt. Außer den beiden bereits erwähnten Individuen zeigen dies eine ganze Reihe der Versuchstiere (267, 271, 282, 286, 302 und 303), die eine deutlich abgemagerte Brustmuskulatur hatten und dementsprechend besonders geringe Faserkaliber aufweisen. *Trotzdem sich in den Versuchen zwei Faktoren – Immobilisierung der Flügel und Ernährungszustand – überlagern, erkennt man, daß in beträchtlichem Ausmaß der Ernährungszustand und in geringerem Grade die Aktivität des Muskels einen Einfluß auf das Faserkaliber ausübt.* Es sei betont, daß diese Feststellung vorerst nur für den M. p. th. gilt, von dem wir bereits in Kapitel III feststellten, daß er auch als Nahrungsreserve dienen kann. In welchem Ausmaß der M. p. th. unabhängig von seiner eigentlichen Funktion als „Reservoir" dient, ist noch ein offenes Problem. Es ist denkbar, daß bei andern, weniger spezialisierten Muskeln die Verhältnisse anders liegen.

Der Faserquerschnitt behält auch bei stark abgemagerten Muskeln, deren Kaliber weit unter der Norm liegt, die polygonale Form bei. Wir können also bei Fasern mit kleinem Durchmesser normale, junge Fasern an Hand ihres runden Querschnitts von abgemagerten, älteren Fasern mit polygonalem Querschnitt unterscheiden.

## *VI. Primäre und sekundäre Merkmale der Ontogenese und der Adultzustände der Brustmuskulatur.*

In einer Reihe von Arbeiten ist in der Basler Zoologischen Anstalt gezeigt worden, daß sichere Beziehungen bestehen zwischen

dem Ontogenesetypus einer Art und deren Ranghöhe, die durch ihren Cerebralisationsgrad bestimmt ist. Es sind vor allem die extremen Gegensätze zwischen Hühnervögeln, deren Junge immer Nestflüchter sind, und Sperlingsvögeln mit Nesthockerentwicklung klar herausgearbeitet worden. *Sutter* hat in Zusammenarbeit mit *Portmann* diese beiden Ontogenesetypen neu definiert. Er gliedert das postembryonale Wachstum in Präjuvenil- und Juvenilphase. Bei den Hühnervögeln entfällt der Hauptanteil des postembryonalen Gehirnwachstums auf die Juvenilphase, von der sich die Präjuvenilphase nicht scharf abtrennen läßt. Bei den Sperlingsvögeln wird das Gehirn in der klar abgegrenzten Präjuvenilzeit nahezu fertig ausgebildet.

Für die eigenen Untersuchungen wurden typische Vertreter der beiden extrem verschiedenen Gruppen gewählt. Im folgenden sollen die Ergebnisse der Arbeit daraufhin geprüft werden, ob auch die Entwicklung der Brustmuskulatur bei den untersuchten Arten mit deren Ranghöhe im Zusammenhang stehe.

Betrachten wir vorerst das Längswachstum der Brustmuskulatur. Beim Haushuhn wächst der M. p. th. langsam und gleichmäßig. Die Adultnorm wird erst spät erreicht. Die präjuvenile läßt sich nicht von der juvenilen Phase trennen. Dieser Wachstumsrhythmus der Brustmuskulatur des Hühnchens entspricht demjenigen seines Gehirns und anderer untersuchter Organe; er ist durchaus gruppentypisch primär.

Leider standen von der Wachtel keine Exemplare zwischen dem 15. Tg. und dem 100. Tg. pe. zur Verfügung, so daß ein entscheidender Teil der Wachstumskurve fehlt. Trotzdem kann man feststellen, daß in den ersten zwei Wochen nach dem Schlüpfen die Brustmuskulatur der Wachtel rascher wächst, als beim Haushuhn, aber doch nicht in einer kurzen, klar begrenzten Präjuvenilphase fertiggestellt wird. Der gruppentypische primäre Wachstumsrhythmus, wie er der Wachtel zustehen würde, erscheint in funktionalem Zusammenhang mit der hohen Flugfähigkeit verschoben in der Richtung sekundären, diskontinuierlichen Wachstums.

Beim Staren erreicht der M. p. th. in raschem Wachstum schon am 19. Tg. pe. ca. 90 % seiner Adultlänge, wird also in der Präjuvenilphase nahezu fertig ausgebildet. Der anfänglich völlig von den Altvögeln abhängige Nesthocker ist nach drei Wochen flugfähig und kann das Nest verlassen. In der Juvenilphase wächst die Brustmuskulatur langsam bis zum 40. Tg. pe. noch etwas weiter. Beim Staren stellen wir also ein ausgesprochen diskontinuierliches Wachs-

tum fest, das zur Hauptsache auf die kurze Präjuvenilzeit zusammengedrängt wird. Dieser Wachstumsrhythmus entspricht dem von *Sutter* am Gehirn des Staren vorgefundenen, sowie dem noch extremeren des Darmsystems (*Portmann* 1938), er ist gruppentypisch-sekundär.

Das Dickenwachstum der Fasern des M. p. th. zeigt ähnliche Zusammenhänge mit dem Ontogenesetypus wie sein Längswachstum. Beim Huhn wird das adulttypische Faserkaliber langsam und gleichmäßig aufgebaut. Am 100. Tg. pe. ist das Dickenwachstum der Fasern noch nicht abgeschlossen. Dieses kontinuierliche Faserkaliberwachstum läuft gruppentypisch ab. Es läßt keine gesonderte Präjuvenilphase erkennen. Beim Staren nimmt dagegen das Faserkaliber rasch zu. Am 19. Tg. pe. sind 56 % des adulttypischen Kalibers erreicht (beim Huhn am 20. Tg. pe. erst 28 %). Ungefähr am 40. Tg. pe. ist das Dickenwachstum der Fasern beendet. Entsprechend dem allgemein für den Staren gültigen Ontogenesetypus wird es relativ früh abgeschlossen. Immerhin entfällt ein größerer Teil als beim Längenwachstum des M. p. th. auf die Juvenilphase.

Es sei nebenbei noch erwähnt, daß auch das Kapillarsystem beim Staren in der Präjuvenilphase nahezu fertig aufgebaut wird, während beim Hühnchen das Blutgefäßsystem langsamer ausgebildet wird.

Nun soll noch kurz der Zusammenhang des Differenzierungsgrades der Brustmuskulatur im Adultzustand mit der Ranghöhe jeder der drei Arten erörtert werden. Zu diesem Zwecke sind in Tabelle 14 einige morphologische und histologische Daten über den M. p. th. zusammengestellt.

Die weiße, weniger massig gebaute Brustmuskulatur des Haushuhns, deren Fasern relativ lang und dick sind, eine schwache Blutversorgung besitzen und die zu Dauerleistungen weniger geeignete Fibrillenfelderung aufweisen, ist weniger hoch differenziert als die rote, massige Flugmuskulatur des Staren, deren Fasern kurz und dünn sind, eine größere Zahl von Kapillaren und die ausdauerndere Säulchenfelderung zeigen. Der ranghöhere Star besitzt eine leistungsfähigere, in jeder Beziehung höher differenzierte Brustmuskulatur.

Bei der Wachtel dagegen ist der Zusammenhang von Differenzierungsgrad und Ranghöhe nicht so eindeutig. Die großkalibrigen „weißen" Fasern tragen – entsprechend den beim Huhn vorgefundenen Verhältnissen – primäre Merkmale. Der größere Teil des Muskels besteht aber aus kleinkalibrigen „roten" Fasern, deren Kaliber, Fibrillenverteilung, Kernverhältnisse und Blutversorgung

*Tabelle 14.*

Vergleich der Brustmuskulatur von Huhn, Wachtel und Star.

| M. p. th. | Huhn | Wachtel | Star |
|---|---|---|---|
| Farbe | weiß | rot | rot |
| Länge | 181 mm | 61,8 mm | 52 mm |
| Wachstum | sehr langsam und gleichmäßig | ziemlich langsam, nicht ganz gleichmäßig | rasch, diskontinuierlich |
| Dicke in % der Länge | 10,9 % | 18,9 % | 22,3 % |

| Fasertypus: | fast einheitlich Fibrillenfelderung | gemischt Fibrillenfelderung 42 % der Fläche 9,1% der Fasern | gemischt Säulchenfelderung 58 % der Fläche 90,9% der Fasern | einheitlich Säulchenfelderung |
|---|---|---|---|---|
| Kernzahl pro Faserquerschnitt | 3–5 | 3–6 | 1 | 0–1 |
| Kernlänge | 14,1 $\mu$ | 14,7 $\mu$ | 10,6 $\mu$ | 7,5 $\mu$ |
| Kernlage | a. d. ganzen Querschnitt verteilt | a. d. ganzen Querschnitt verteilt | nur peripher | nur peripher |
| Faserlänge | 40 mm | | | 9,9 mm |
| Faserkaliber in $\mu$ | | | | |
| typisches | 46 | 32 | 16 | 18 |
| kleinstes | 9,5 | | 5,5 | 6 |
| größtes | 82 | 62 | | 33,5 |
| Variationsbreite | 72,5 | 56,5 | | 27,5 |
| Dickenwachstum der Fasern | langsam | langsam | | rasch |
| Kapillaren pro Faser | 1 | 0–1 | 3–5 | 4–6 |

den gleichen sekundären Ausbildungsgrad erreichen, wie die Brustmuskulatur des Staren. Der Differenzierungsgrad der Brustmuskulatur der Wachtel stimmt nur teilweise mit deren Ranghöhe überein. Er entspricht aber den funktionalen Anforderungen, die an den Flugmuskel dieses Zugvogels gestellt werden.

Die Ergebnisse der Untersuchungen von *Schiefferdecker*, *Watzka* und anderen Autoren an der Brustmuskulatur verschiedener Vögel und die eigenen Beobachtungen an Huhn, Wachtel und Star führten mich zu folgender Interpretation:

Bei den ranghohen Passeres, deren Flugmuskulatur immer durch einen sekundären, einheitlich hohen Differenzierungsgrad charakterisiert ist, ist die Flugfähigkeit durchwegs gut. Die rangniedrigen Galli weisen meist eine primäre, nicht sehr leistungsfähige Brustmuskulatur

auf. Wenn trotzdem in manchen Fällen eine relativ gute Flugfähigkeit erreicht wird, wie z. B. bei Wachtel, Rebhuhn oder Fasan, dann behält die Flugmuskulatur immer primäre Züge bei. Sie ist gemischtfaserig gebaut und stellt eine Übergangsstufe dar zwischen dem fast einheitlichen primären und dem einheitlichen sekundären Ausbildungsgrad.

## *VII. Zusammenfassung.*

Ontogenese und Adultzustand des M. pectoralis thoracicus werden verglichen bei Haushuhn, Wachtel und Star. Bei den beiden erstern geht die Entwicklung im großen und ganzen nach dem Ontogenesetypus ohne ausgeprägte Präjuvenilphase, bei Sturnus nach dem Typus mit Präjuvenilphase vor sich.

Es werden bei den drei Arten charakteristische Unterschiede in Wachstumsgeschwindigkeit, Faserkaliber, Fasertypus, Kernverteilung und Blutversorgung der Flugmuskulatur ermittelt. In einer kleinen Versuchsserie wird das Faserkaliber beim Staren durch Immobilisation der Muskeln herabgesetzt. Es zeigt sich, daß der M. p. th. der Wachtel ein besonders günstiges Material zum Studium roter und weißer Fasern liefert.

## *Summary.*

The development and adult condition of the m. pectoralis thoracicus are compared in the domestic hen, quail and starling. In the first two the development proceeds direct without a marked prejuvenile phase, which is present, however, in the starling.

There are characteristic differences between the three species in rate of development, diameter of muscle fibre, type of muscle fibre, distribution of nuclei and blood supply of the flight muscles. The muscle fibre size was reduced by immobilisation in a small series of starlings. The pectoral muscle of the quail proved to be a specially suitable material for the study of red and white muscle fibres.

## *Résumé.*

L'ontogénèse et l'état adulte du muscle pectoral sont comparés chez la poule, la caille et l'étourneau. Les deux premiers se développent d'une manière générale d'après le type d'ontogénèse sans phase préjuvénile, tandis qu'on distingue cette phase chez l'étourneau.

Des différences caractéristiques du muscle pectoral des trois espèces sont constatées pour le rhythme de la croissance, le calibre des fibres musculaires, les types de fibres, la répartition des noyaux

et la vascularisation. En une petite série d'expériences le calibre des fibres est réduit par immobilisation des muscles. Il se trouve que le muscle pectoral de la caille est un excellent matériel pour l'étude des fibres rouges et blanches.

## LITERATUR

*Aeby, Ch.:* Z. rat. Med. *14*, 182–199, 1862. – *Beckendorf, R.:* Vergleichende histologische Untersuchungen über den feineren Bau der quergestreiften Muskulatur des Hausgeflügels. Phil. Diss., Leipzig 1933, 1–38. – *Bowman, W.:* Muscle. Cyclopaedia Anat. and Physiol. *3*, 506–530, 1847. – *Danzinger, F.:* Z. Zellforsch. u. mikr. Anat. *25*, 316–334, 1937. – *Errington, P.:* The northern bobwhites winter-food. Amer. game. 1931 (zitiert nach *Leopold, A.:* Game management, New York 1939). – *Ewald, W.:* Abh. Senckenb. Naturf. Ges. *31*, 109–150, 1913. – *Fürbringer, M.:* Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel. 2 Bde. Amsterdam 1888. – *Fürlinger, Fr.:* Zool. Anz. *90*, 325–331, 1930. – *Grützner, P.:* Bresl. ärztl. Z. *5*, 189, 1883 (a). – *Grützner, P.:* Bresl. ärztl. Z. *5*, 258, 1883 (b). – *Hamacher, G.:* Zool. Anz. *108*, 155–165, 1934. – *Hauck, L.:* Dtsch. Z. Nervenheilk. *17*, 57–70, 1900. – *Heidenhain, M.:* Die kontraktile Substanz. Handb. Anat. Menschen *8*, 507–686, Jena 1911. – *Knoblauch, A.:* Ber. Senckenb. Naturf. Ges. *43*, 245–254, 1912. – *Knoll, Ph.:* Über protoplasmaarme und protoplasmareiche Muskulatur. Denkschr. kais. Akad. Wiss. Wien, *58*, 633–700, 1891. – *Köhler, H.:* Z. Zellforsch. u. mikr. Anat. *28*, 597–613, 1938. – *Krogh, A.:* Anatomie und Physiologie der Kapillaren. 2. Aufl., Berlin 1929. – *Krüger, P.:* Biol. Zbl. *49*, 616–622, 1929. – *Krüger, P.:* Akad. Anz. math. nat. Kl. *68*, 1931. – *Lindhard, J.:* On the structure of some muscles in the frog. Physiol. Pap. Kopenhagen 1926. – *Mayeda, R.:* Z. Biol. *27*, 119–152, 1890. – *Nel, J.:* Verh. naturhist.-med. Ver. Heidelberg *18*, 223–244, 1940. – *Pohlman, A.:* Anat. record *17*, 89–104, 1919. – *Portmann, A.:* Acta biotheor. *1*, 59–90, 1935. – *Portmann, A.:* Rev. Suisse Zool. *45*, 273–348, 1938. – *Portmann, A.:* Rev. Suisse Zool. *49*, 169–185, 1942. – *Portmann, A.:* Etudes sur la cérébralisation chez les oiseaux. Alauda *14*, 2–20; *15*, 1–15, 161–171, 1946/1947. – *Portmann, A.* und *E. Sutter:* Rev. Suisse Zool. *47*, 195–202, 1942. – *Ranvier, L.:* C. R. Acad. Sci. *77*, 1030–1034, 1873. – *Ranvier, L.:* Arch. physiol. norm. et path. *1*, 5–15, 1874 (a). – *Ranvier, L.:* Arch. physiol. norm. et path. *1*, 446–450, 1874 (b). – *Ranvier, L.:* C. R. Acad. Sci. *104*, 79–80, 1887. – *Schaffer, J.:* Sitz.-Ber. kais. Akad. Wiss. Wien *102*, 7–148, 1893. – *Schiefferdecker, P.:* Sitz.-Ber. niederrhein. Ges. Natur- u. Heilk. 1902, 33–43. – *Schiefferdecker, P.:* Muskeln und Muskelkerne. Leipzig 1909. – *Schiefferdecker, P.:* Pflügers Arch. *150*, 487–548, 1913. – *Schimert, J.:* Z. mikr.-anat. Forsch. *36*, 215–230, 1934. – *Schwalbe, G.* und *R. Mayeda:* Z. Biol. *27*, 482–516, 1890. – *Steudel, W.:* Zool. Jb. *65*, 63–122, 1939. – *Sutter, E.:* Denkschr. schweiz. Naturf. Ges. *75*, Abh. 1, 1–110, 1943. – *Teissier, G.:* Dysharmonies et discontinuités dans la croissance. Act. Sci. et Industr. 95, Paris (Hermann) 1934. – *Teissier, G.:* Les lois quantitatives de la croissance. Act. Sci. et Industr. 455, Paris (Hermann) 1937. – *Thiel, H.:* Z. Zellforsch. u. mikr. Anat. *30*, 67–77, 1940. – *Watzka, M.:* Z. mikr.-anat. Forsch. *45*, 668–678, 1939. – *Wörtz, E.:* Ein Beitrag zur Chemie der roten und weißen Muskeln. Diss. Tübingen, 1–27, 1889.

Eingegangen 4. April 1949.

*Curriculum vitae.*

Ich, Ernst Bösiger-Ensner, heimatberechtigt in Basel, wurde am 8. Juni 1914 in Basel geboren als Sohn des Ernst Bösiger, Zugführer der SBB in Basel und seiner Gattin Elisa, geb. Haldemann. In meiner Vaterstadt besuchte ich nach der Primarschule von 1925–1933 die Untere und die Obere Realschule und zuletzt das Mathematisch-Naturwissenschaftliche Gymnasium, wo ich 1933 die Maturitätsprüfung nach Typus C ablegte. Anschließend absolvierte ich am Kantonalen Lehrerseminar in Basel die Kurse zur Ausbildung von Primarlehrern und erwarb 1935 das Primarlehrerdiplom. Hierauf unterrichtete ich zuerst als freier Vikar; seit 1937 mit festem Pensum und 1941 bis heute als fest angestellter Lehrer der Knabenprimarschulen in Basel. 1935 immatrikulierte ich mich an der Universität Basel und hörte Vorlesungen und besuchte Übungen bei folgenden Professoren und Dozenten: Baumgarten, Buxtorf, Cadisch, Geiger, Geigy, Gschwind, Häberlin, Handschin, Hediger, Heitz, Mahler, Meng, Mislin, Portmann, Reichel, Rittmann, Schüepp, Senn, Vischer, Vonderschmitt und Wolf. 1941 legte ich die Nebenfachexamen in Psychologie und Geologie und 1942 in Botanik ab. In den Jahren 1943–1948 arbeitete ich neben der vollen Berufstätigkeit unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. A. Portmann die vorliegende Dissertation aus. Im Sommer 1947 konnte ich dank eines großzügigen Stipendiums des französischen Centre National de la Recherche Scientifique und dank des Entgegenkommens der Basler Schulbehörden, unter Leitung von Herrn Prof. Dr. G. Teissier an der Sorbonne genetische Untersuchungen an Drosophila melanogaster durchführen und Vorlesungen bei den Herren Proff. Ephrussi, Prenant und Teissier hören.